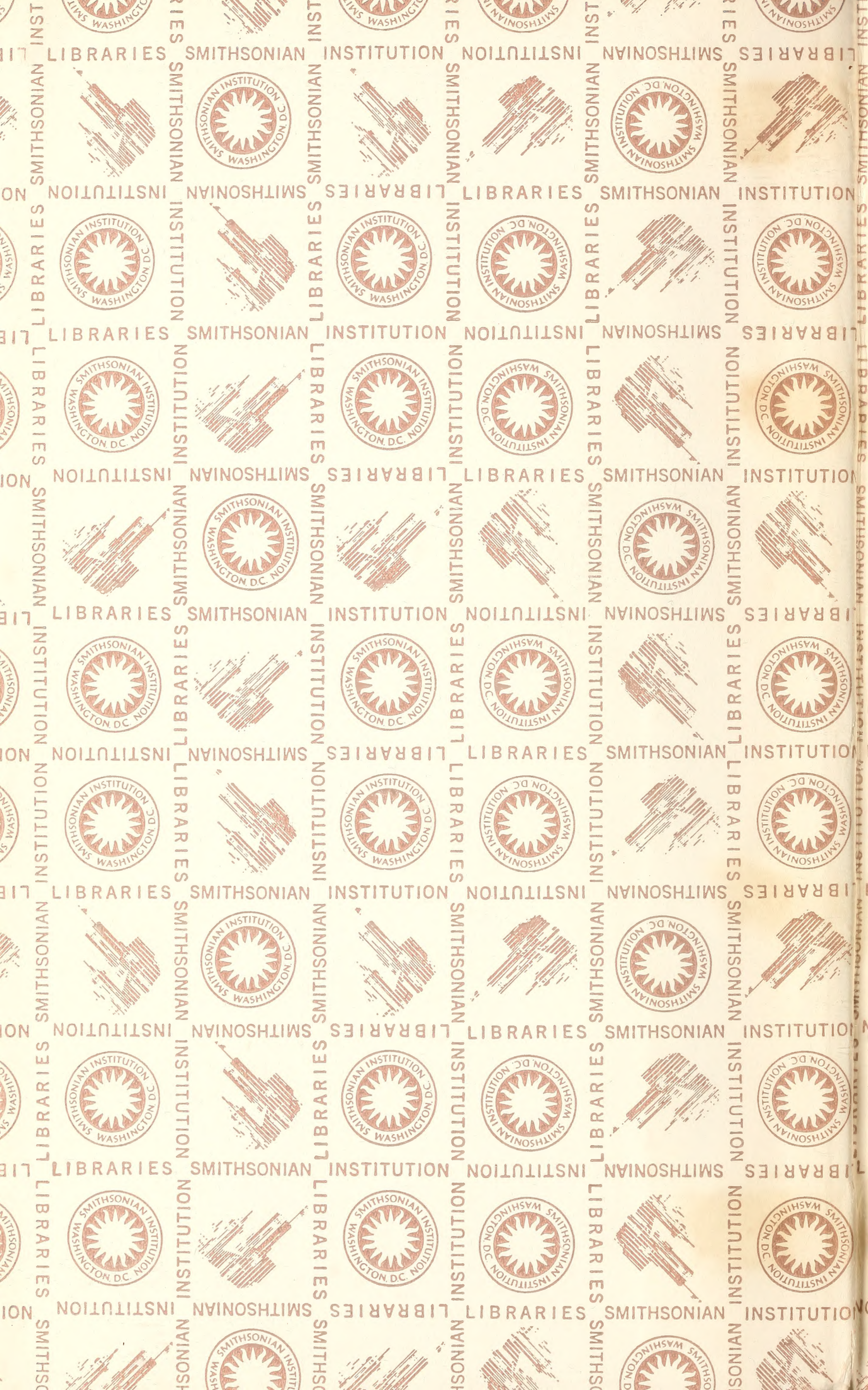



SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
SMITHSONIAN INSTITUTION WASHINGTON D.C.





ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

Herausgegeben von P. J. H. van Bree, Amsterdam — W. Fiedler, Wien - W. Herre, Kiel - K. Herter, Berlin - H.-G. Klös, Berlin — H.-J. Kuhn, Göttingen — B. Lanza, Florenz — T. C. S. Morrison-Scott, London — H. Nachtsheim, Berlin — J. Niethammer, Bonn — H. Reichstein, Kiel — D. Starck, Frankfurt a. M. — F. Strauss, Bern - E. Thenius, Wien - W. Verheyen, Antwerpen

Schriftleitung M. Röhrs, Hannover — H. Schliemann, Hamburg

39. BAND · 1974

Mit 165 Abbildungen





VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

INHALT

I. Wissenschaftliche Originalarbeiten

II. Bekanntmachungen

III. Schriftenschau

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts and by Current Contents (Series Agriculture, Biology and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

Die in dieser Zeitschrift veröffentlichten Beiträge sind urheberrechtlich geschützt. Die dadurch begründeten Rechte, insbesondere die der Übersetzung, des Nachdrucks, des Vortrags, der Entnahme von Abbildungen und Tabellen, der Funk- und Fernsehsendung, der Vervielfältigung auf photomechanischem oder ähnlichem Wege oder im Magnettonverfahren sowie der Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen, bleiben, auch bei nur auszugsweiser Verwertung, vorbehalten. Werden von einzelnen Beiträgen oder Beitragsteilen einzelne Vervielfältigungsstücke in dem nach § 54 Abs. 1 UrhG zulässigen Umfang für gewerbliche Zwecke hergestellt, ist dafür eine Vergütung gemäß den gleichlautenden Gesamtverträgen zwischen der Verwertungsgesellschaft Wissenschaft GmbH (ehemals Inkassostelle für urheberrechtliche Vervielfältigungsgebühren GmbH), 6 Frankfurt/Main, Großer Hirschgraben 17—21, und dem Bundesverband der Deutschen Industrie e. V., dem Gesamtverband der Versicherungswirtschaft e. V., dem Bundesverband deutscher Banken e. V., dem Deutschen Sparkassen- und Giroverband und dem Verband der Privaten Bausparkassen e. V., an die Verwertungsgesellschaft Wissenschaft zu entrichten. Erfolgt die Entrichtung der Gebühren durch Wertmarken der Verwertungsgesellschaft Wissenschaft, so ist für jedes vervielfältigte Blatt eine Marke im Wert von 0,40 DM zu verwenden. Die Vervielfältigungen sind mit einem Vermerk über die Quelle und den Vervielfältiger zu versehen.

© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin. Anschriften: 2 Hamburg 1, Spitalerstraße 12; 1 Berlin, Lindenstraße 44—47. Printed in Germany by C. Beckers Buchdruckerei, Uelzen.

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7 39 (1—6) 1—384 (1974)

animals QL 700 Z487 Mamm

C 22209 F

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

Herausgegeben von: P. J. H. van Bree, Amsterdam — W. Fiedler, Wien — W. Herre, Kiel — K. Herter, Berlin — H.-G. Klös, Berlin — H.-J. Kuhn, Frankfurt a. M. — B. Lanza, Florenz — T. C. S. Morrison-Scott, London — H. Nachtsheim, Berlin — J. Niethammer, Bonn — H. Reichstein, Kiel — D. Starck, Frankfurt a. M. — F. Strauss, Bern — E. Thenius, Wien — W. Verheyen, Antwerpen

Schriftleitung M. Röhrs, Hannover — H. Schliemann, Hamburg

39. BAND · HEFT 1

Februar 1974





VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Inhalt

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, by Current Contents (Series Agriculture, Biology and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information.

Dieses Heft enthält zwei Beilagen des Verlages Paul Parey

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

Herausgeberschaft und Schriftleitung: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Herrn Prof. Dr. Manfred Röhrs, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule, 3000 Hannover, Bischofsholer Damm 15. Korrekturfahnen bitten wir z. Hd. Herrn Prof. Dr. Harald Schliemann, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität, 2000 Hamburg 13, Papendamm 3, zurückzusenden.

Manuskripte: Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse von wenigen Zeilen in deutscher und englischer Sprache sowie eine englische Übersetzung des Titels anzufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerographie, Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe des zwischen der Inkassostelle für urheberrechtliche Vervielfältigungsgebühren und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Gesamtvertrages vom 15. 7. 1970 zu behandeln.

Sonderdrucke: An Stelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Alle Rechte, auch die der Übersetzung, des Nachdrucks, der photomechanischen Wiedergabe und der Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen sind vorbehalten. Gewerblichen Unternehmen wird jedoch die Anfertigung einer photomechanischen Vervielfältigung von Beiträgen oder Beitragsteilen für den innerbetrieblichen Gebrauch durch Photokopie, Mikrokopie und dergleichen nach Maßgabe des zwischen der Inkassostelle für urheberrechtliche Vervielfältigungsgebühren und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Gesamtvertrages vom 15. 7. 1970 gegen Bezahlung der dort vorgesehenen Gebühr bis zu drei Exemplaren gestattet. Die Vervielfältigungen haben einen Vermerk über die Quelle und den Vervielfältiger zu tragen, und die in dem Gesamtvertrag vorgesehene Gebühr ist an die Inkassostelle für urheberrechtliche Vervielfältigungsgebühren GmbH, 6 Frankfurt/Main 1, Gr. Hirschgraben 17/21, zu entrichten. Erfolgt die Entrichtung der Gebühren durch Wertmarken der Inkassostelle, so ist für jede Druckseite je Exemplar eine Marke im Betrag von 0,40 DM zu verwenden. Fortsetzung 3. Umschlagseite

© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin. — Printed in Germany by C. Beckers Buchdruckerei, Uelzen.

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 1—64
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7 39 (1) 1—64 (1974)

Tausend Zweifarbfledermäuse *(Vespertilio murinus* L.) aus der Hohen Tatra — Nachweis an Unterkiefern

Von Helmut Schaefer

Eingang des Ms. 4. 2. 1973

Einleitung

Die Gewöllforschung gibt nicht nur Aufschlüsse über die Lebensweise der Eulen, sondern oft auch über die Fauna einer Landschaft. Sofern es gelingt, die Fraßreste aus vergangenen Zeiten zu finden, kann man besonders wertvolles Material für die wenig bekannte Geschichte der Fauna erhalten. Unter den hier vorliegenden Beuteresten von einem alten Brutplatz des Uhus *(Bubo bubo)* — im ganzen etwa 6000 Tiere — befanden sich Knochen von über 1500 Fledermäusen, hauptsächlich Unterkiefer (= Mandibeln), die im wesentlichen keine Zähne mehr enthielten. Bei dem zahlreichsten Komplex mittelgroßer Mandibeln kamen nach der Zahl der Zahnwurzellöcher (= Alveolen) und nach der Größe von vornherein nur *Vespertilio murinus* und *Eptesicus nilssoni* (Nordfledermaus) — vielleicht noch *Nyctalus leisleri* (Kleinabendsegler) in Betracht.

Es sollen zunächst die Merkmale dargestellt werden, an denen sich *V. murinus* trotz großer Variabilität bestimmen ließ. Anschließend wird die Frage erörtert, wie das Massenauftreten der heute seltenen Fledermausart zu erklären ist, und in welcher Jahreszeit es stattfand.[1]

Der Fundplatz liegt an der NO-Ecke der Hohen Tatra in der Tschechoslowakei (wenige Kilometer von der polnischen Grenze entfernt) — 49° 21' N, 20° 09' O — in 1550 m ü. d. M. am Muran (= Mauer). Diesen Berg (Abb. 1) der Belaer Kalkalpen zeichnet eine riesige nach SSW gerichtete Felswand aus. An ihrem Fuße, wenige Meter vom Eingang einer Höhle entfernt, entdeckte ich vor 40 Jahren einen kleinen Felswinkel mit sehr reichhaltiger Knochenschicht dicht unter der humösen Oberfläche und vermutete damals schon, daß es ein ehemaliger Brutplatz des Uhus war (Schaefer 1938). Auf die Einzelheiten des Fundes, auf die landschaftlichen Verhältnisse und auf die Gründe für die Datierung des Materials in die zweite Hälfte des 18. Jahrhunderts werde ich demnächst in einer allgemeinen Übersicht eingehen.

Artbestimmung

Wie immer bei der Bergung eines reichhaltigen Fundes kam es darauf an, von jeder Tierart denjenigen Knochen möglichst vollzählig zu erfassen, an dem sich die Kennzeichen am deutlichsten ausprägen und der auch über längere Zeiträume möglichst intakt erhalten bleibt. Dieses Optimum an Signifikanz und Robustheit besitzt bei den Fledermäusen die Mandibel. An Signifikanz wird sie zwar meist vom Oberschädel übertroffen, doch ist dieser weitaus zerbrechlicher. Er steht selbst dort, wo für die Bergung — etwa eines archäologischen Fundes — ein größeres Arbeitspotential vor-

[1] Ich danke Herrn Direktor Dipl.-Ing. J. Turošik und seinen Mitarbeitern von der Verwaltung des Tatra-Nationalparks in Tatranská Lomnica/ČSSR für ihr hilfreiches Interesse an den Untersuchungen.

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 1—9
© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7



Abb. 1. Muran (1890 m) mit der Höhle am Fuß der Felswand (Pfeil), bei deren Eingang die Knochenansammlung gefunden wurde

handen ist, relativ selten zur Verfügung. Daher kann er wertvolle Aufschlüsse zur genauen Identifizierung der Formen geben, nicht aber zur quantitativen Bestimmung massenhafter Materialien dienen. Gegenüber etwa 2200 Mandibeln der Gattung *Vespertilio* konnte ich kaum 300 Bruchstücke der dazugehörigen Oberkiefer auslesen. Von den Mandibeln sind etwa 1800 gut oder ausreichend erhalten, um die Arten zu erkennen.

Immerhin war das Vorhandensein der Oberschädelfragmente sehr wichtig. Bei etwa 150 ließ sich die obere Zahnformel feststellen. Da — im Vergleich mit *V. murinus* und *E. nilssoni* — *N. leisleri* einen oberen Prämolaren mehr besitzt, war leicht zu konstatieren, daß diese Art nicht vertreten war. Für diese Feststellung war auch der Hinweis von Herrn Topal (mündl.) wertvoll, wonach sich die „myotodonten" und die „nyctalodonten" Gattungen nach der Form der Molaren trennen lassen. Insgesamt waren Hunderte von einzelnen Molaren vorhanden, und keiner war nyctalodont — *V. murius* und *E. nilssoni* gehören im Gegensatz zu *N. leisleri* zum myotodonten Typ. Schließlich fand ich noch durch Vergleich mit Museumsmaterial an den Mandibeln von *N. leisleri* kleine Kennzeichen, deren Darstellung hier zu weit führen würde. Nach allen Gesichtspunkten ist zu folgern, daß der Kleinabendsegler, der 1883 und 1923 in der Tatra beobachtet wurde, in dieser Thanatozönose fehlt.

Bei wenigstens 60 Bruchstücken von Vorderschädeln war die Rostralpartie so gut erhalten, daß die einfachste osteologische Unterscheidung der Arten möglich war, nämlich nach der verschiedenen Breite von Rostrum und Nasenöffnung. So ließen sich mit Sicherheit 60 *V. murinus* und 1 *E. nilssoni* determinieren, mit Wahrscheinlichkeit außerdem noch etwa 20 *V. murinus* und 2 *E. nilssoni.*

Negativ fiel der Versuch einer Artbestimmung nach den Haaren aus, an denen unterm Elektronenmikroskop fast schon für alle westeuropäischen Fledermäuse Artmerkmale gefunden wurden. Herr Tupinir, dem ich Haare aus Gewöllresten dieses Muran-Materials schickte, antwortete, daß ihm daran die Unterscheidung der beiden Arten nicht gelungen sei: „. . .Il en ressort que les différences entre *V. murinus* et *E. nilssoni* ne sonst pas très significatives, les différences observées restant inférieures à la variabilité de chacune des espèces . . . “

Die Mandibeln als Träger von Artmerkmalen sind in der Literatur bisher viel zu selten berücksichtigt worden. Daher erörterte ich die Frage mit verschiedenen Spezialisten. Allen, die mir ihre Kenntnisse vermittelten oder Vergleichsmaterial zur Verfügung stellten, möchte ich auch an dieser Stelle danken, insbesondere den Herren V. Aellen, Genf, M. Eisentraut, Bonn, J. Gaisler, Brünn, V. Hanák, Prag, W. Issel, Augsburg, H. Roer, Bonn, A. Ruprecht, Bialowies, G. Storch, Frankfurt, G. Toptl, Budapest, und Y. Tupinier, Villeurbanne. Erschwerend wirkte beim Vergleich, daß meistens nur bezahnte Kiefer aus Sammlungen zur Verfügung standen, die den Einblick in die Alveolen verwehrten. Länge und Proportion der ganzen Mandibel konnten nur bei unversehrten Exemplaren ermittelt werden.

Zur Arbeitsersparnis beschränkte ich mich bei Merkmalen, nach denen eine Trennung der Arten nicht stets möglich war, auf die Messung von 100 linken Mandibeln von *V. murinus* und 30 von *E. nilssoni.* Nur für die Ermittlung der signifikanten Werte verwendete ich das Gesamtmaterial. Wie zu erwarten, erwiesen sich die Variationsbreiten als um so größer, je mehr Exemplare gemessen wurden. Außer den Merkmalen F, G und H der Tabelle wurden die Messungen in Aufsicht auf die Mandibel (Abb. 2) vorgenommen. Als hinteres Ende wurde stets Processus articularis gewählt, nicht Proc. angularis, weil dieser gewöhnlich beschädigt war.

Die Gesamtlänge (Merkm. A der Tab.) lag im Durchschnitt bei *V. murinus* eine Kleinigkeit niedriger als bei *E. nilssoni.* Aber zur Unterscheidung der Arten reichte diese Messung durchaus nicht. Wesentlich günstiger war das Resultat, als ich den vorderen und den hinteren Teil der Mandibeln getrennt maß; als Grenze wählte ich das Ende der Alveolenreihe. Der Vorderteil (Merkm. B der Tab.) war bei *E. nilssoni* größer, der Hinterteil (Merkm. C der Tab.) dagegen bei *V. murinus.* Aus diesem Verhältnis ließ sich ein erstes recht gutes Artmerkmal ableiten. Zwar variierte die Proportion von Vorderteil: Hinterteil auch innerhalb der Arten erheblich, aber der Quotient (Merkm. D der Tab.) aus der Division B:C war für das Gros des Materials signifikant: beim Grenzwert 1,4 ließen sich etwa 95 % des Materials bestimmen. Es wurde von *E. nilssoni* niemals unter-, von *V. murinus* allerdings in Ausnahmefällen überschritten.

Leider gibt es in der Literatur keine Angaben über diese Proportion. Man kann sie jedoch dort, wo wenigstens Länge und UZR (= untere Zahnreihenlänge) verzeichnet sind, schätzen. UZR wird gewöhnlich ohne Schneidezähne gemessen, deren Länge man durchschnittlich mit 0,7 mm bei *V. murinus* und mit 0,8 mm bei *E. nilssoni* ansetzen kann. Durch Addition erhält man mit einer mittleren Genauigkeit von ± 0,1 mm den meiner Berechnung entsprechenden Vorderteil und durch Subtraktion dieses Wertes von der verzeichneten Gesamtlänge der Mandibel auch die Länge des Hinterteils. Wenn man so verfährt, kann man einige Annäherungswerte des relevanten Quotienten aus der Literatur entnehmen, zum Beispiel: für die 4 von Miller angegebenen Maße bei *V. murinus* die Quotienten 1,3—1,4, für seine Maßangaben bei *E. nilssoni* 1,4—1,7, und auch für die von Mošansky und Gaisler vermessenen *E. nilssoni* aus der

Tabelle

Kleinst-, Mittel- und Höchstwerte verschiedener Merkmale an den Mandibeln in Zehntelmillimetern (außer Merkmal D)

Merkmale	*Vespertilio murinus*				*Eptesicus nilssoni*			
	min.	med.	max.	N	min.	med.	max.	N
A	103	111	116	100	106	112	116	30
B	58	63	68	100	64	68	71	30
C	44	48	53	100	40	44	46	30
D	1,2	1,3	1,5	100	1,4	1,5	1,6	30
E	30	34	37	100	28	31	34	30
F	30	33,5	38	100	30	34,5	41	30
G	19	21,5	24	100	17	20,5	23	30
H	3	6,5	10	50	6	7,5	10	30
I	14,5	16	17,5	100	18,5	20	22	30
J	22,5	25	27	100	28	30	32	30
K	10	12	13,5	1700	14	15	17	75
L	2	2,5—3	3,5	1700	3,5	4—4,5	5	75

A = Gesamtlänge (bis Proc. artic.)
B = Vorderteil (bis incl. M_3)
C = Hinterteil
D = Quotient B:C
E = Distanz Proc. coron. — Proc. art.
F = größte Höhe am Proc. coron.
G = kleinste Höhe vor Proc. artic.
H = Distanz Foramen ant. — Unterkante
I = Distanz Vorderspitze — incl. P_1
J = Distanz Vorderspitze — excl. M_1
K = Zwischenraum C — M_1
L = Durchmesser P_1 (Längsrichtung)
N = Anzahl. Zahnbezeichn. = Alveolen!

Hohen Tatra die Quotienten 1,5–1,7 (für die extrem proportionierte Mandibel Nr. 59 603 sogar annähernd 1,8).

Am Hinterteil der Mandibel waren die Arten nach Einzelmerkmalen nicht zu unterscheiden. Wie sich nach der relativen Kürze der Alveolenreihe bei *V. murinus* vermuten läßt, könnte der Abstand des hintersten Molar vom Proc. coronoideus im Mittel größer sein als bei *V. nilssoni.* Doch ist dieses geringe Maß praktisch nicht verwendbar, weil das unregelmäßige schräge Aufsteigen des Proc. coronoideus keine Gleichmäßigkeit der Messung zuläßt. Es fanden sich andere Differenzen an einigen Durchschnittswerten. So war der Abstand (Merkm. E der Tab.) zwischen Proc. coronoideus (Vorderende) und Proc. articularis (Hinterende) meistens bei *V. murinus* länger. Die so gemessene Oberkante war bei *E. nilssoni* im Durchschnitt nicht nur kürzer, sondern auch steiler in ihrem Verlauf. Um das auszudrücken, wurden zwei Maße in Seitenansicht der Mandibel genommen: die größte Höhe (Merkm. F der Tab.) am Proc. coronoideus und die geringste Höhe (Merkm. G der Tab.) dicht vor Proc. articularis. Letztere war im Durchschnitt bei *V. murinus* größer, erstere umgekehrt bei *E. nilssoni.* Um es übertrieben auszudrücken, ähnelt in der Gestalt des hinteren Mandibelteils *V. murinus* mehr der Breitflügelfledermaus *(E. serotinus), E. nilssoni* eher dem *Myotis*-Typ. Doch leider erwies sich gerade dieser Teil, an dem sich wahrscheinlich auch Altersunterschiede ausprägen, als höchst variabel.

Die bisher behandelten Kennzeichen würden durch Zusammenfassung zu einem Komplexmerkmal für die Unterscheidung der Arten sicherlich ausreichen. Doch suchte ich den umständlicheren Weg über die statistische Diskriminanzmethode nach Möglichkeit zu vermeiden. Ausschlaggebend war der Erhaltungszustand. Die wenigsten Mandibeln waren so unversehrt, daß sämtliche Maße genommen werden konnten. Deshalb mußte der relativ am wenigsten beschädigte Vorderteil um so genauer untersucht werden.

Das Foramen anterior ist wiederholt zur Kennzeichnung der Arten herangezogen worden. Ich konnte für den Durchschnitt bestätigen, daß es bei *V. murinus* etwas tiefer und weniger vorn liegt als bei *E. nilssoni*. Es konnte sich jedoch bei beiden Arten unter dem Caninus oder dem vordersten Prämolar oder dazwischen befinden, mal mehr den Zähnen, mal mehr der Unterkante der Mandibel angenähert. Am ehesten zeigte sich ein Unterschied an der Distanz des Foramen von der Unterkante (Merkm. H der Tab.). Sie war bei *V. murinus* im Mittel kleiner. Die Maximalwerte traten bei *E. nilssoni* viel häufiger auf, weil das Foramen oft nach vorn gerückt war und so über dem kinnartig vergrößerten Teil der Mandibel eine scheinbar höhere Lage erhielt.

Messungen im Vorderteil der Alveolenreihe führten zur sicheren Unterscheidung der Arten. Die Entfernung (Merkm. I der Tab.) von der Spitze der Mandibel bis einschließlich der Alveole des vorderen Prämolars war bei *V. murinus* immer kürzer als bei *E. nilssoni*, und zwar im Durchschnitt um 20—25 %. Hier lag eine echte Grenze zwischen den Arten. Der Wert 18 war für *V. murinus* zu groß und für *E. nilssoni* zu klein. Sogar Annäherungen an ihn von beiden Seiten auf 0,05 mm gab es bei 145 Messungen nur 4mal. Noch signifikanter für die Verkürzung des vordersten Teils der Kiefer bei *V. murinus* war die Messung (Merkm. J der Tab.) von der Spitze bis an den Anfang der vorderen Backenzahn-Alveole (M_1). Bei den Werten 27—28 lag der deutlichste Unterschied zwischen den beiden Arten, der sich an den unbezahnten Mandibeln überhaupt feststellen ließ. Alle an der Spitze unversehrten Mandibeln konnte ich leicht den Arten zuordnen, wenn ich die auf 2,75 mm eingestellte Schublehre — besonders geeignet war ein Stechzirkel — ansetzte.

Dieses Ergebnis hatte zwei Aspekte: Erstens zeigte sich bei *V. murinus* eine vermehrte Krümmung der schmalen Mandibelspitze nach innen (lingual), und zwar vor dem Caninus. Zweitens erwiesen sich die Prämolaren als sehr klein — vor allem P_1. Leider bleibt die Spitze allzu selten unbeschädigt. Bei dem relativ gut erhaltenen Material vom Muran konnte sie ungefähr bei 20 % gemessen werden. Der besterhaltene Knochenteil war der zahntragende Ast vom Caninus nach hinten. Somit war er für die quantitative Erfassung am geeignetsten. Entscheidend war — wie sich bald herausstellte —, die Größe der Prämolaren genau zu messen.

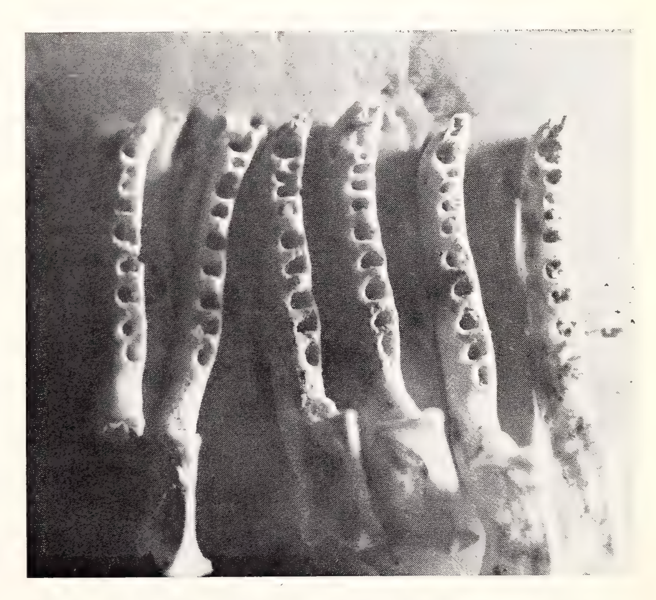


Abb. 2. Linke Mandibeln in Aufsicht, ganz rechts 1 *E. nilssoni* (die 3 Alveolen der Prämolaren groß), links davon 5 *V. murinus* mit verschiedenen Formen verkleinerter, verschobener, zusammengepreßter und verschmolzener Alveolen der Prämolaren

Der Abstand (Merkm. K der Tab.) zwischen der großen Caninus-Alveole (Hinterrand) bis zur ersten Molar-Alveole (Vorderrand) war bei *V. murinus* erheblich kleiner als bei *E. nilssoni* (Abb. 2). Beim Wert 14 erwies sich auch dieses Merkmal als überschneidungsfrei; das konnte an fast 1800 Mandibeln festgestellt werden. Ihm ist also die quantitative Be-

stimmung des Materials in erster Linie zu verdanken. Hatte ein auf 0,14 mm gestellter Stechzirkel zwischen den Alveolen von Caninus und Molar Platz, handelte es sich um *E. nilssoni*, anderenfalls um *V. murinus*.

Am stärksten von der Reduktion betroffen ist im Normalfall der vordere Prämolar. Die Weite seiner Alveole (Merkm. L der Tab.), in Längsrichtung der Mandibel gemessen, ist bei *V. murinus* durchschnittlich sogar 35—40 % kleiner als bei *E. nilssoni*. Wird auch der Grenzwert von 0,35 mm von beiden Arten in Ausnahmefällen erreicht (seltener als 2 %), so genügt bei einiger Übung die Betrachtung dieser Alveole, um die Arten zu trennen. 0,35 mm tritt nur bei besonders großen Mandibeln von *V. murinus* auf oder in erkennbaren Fällen einer Vergrößerung der Alveole durch Krankheit, Alter oder Korrosion. Umgekehrt ist dieses Maß bei *E. nilssoni* nur bei deutlich schwachen Exemplaren zu konstatieren. Von den 3 Alveolen der Prämolaren ist bei *V. murinus* fast immer die hinterste am größten, bei *E. nilssoni* dagegen die vorderste.

Augenscheinlich wird im Zusammenhang mit der Schrumpfung der oralen Partie bei *V. murinus* der Platz für die Prämolaren zu eng. Wie Abb. 2 zeigt, spiegelt sich das an den Alveolen in verschiedener Weise:

- alle 3 Alveolen behalten annähernd einen kreisförmigen Querschnitt, sind jedoch auffallend klein
- die zu großen Alveolen werden von hinten nach vorn zusammengedrückt, ihre Gestalt wird breiter als lang und fast eckig, ihre Zwischenwände werden oft sehr dünn
- die Zahl der Alveolen wird auf 2 verringert (aber nur bei weniger als 1 % der Mandibeln), indem auch der hintere Prämolar nur noch 1 Alveole aufweist
- eine der Alveolen wird aus der Reihe gedrängt, sehr oft die vorderste nach innen, selten die mittlere nach außen
- es bilden sich aus diesen Möglichkeiten die verschiedensten Mischformen.

Auswertung

An Hand der Mandibeln wurden insgesamt 1520 Chiropteren gezählt. Davon konnten 904 *V. murinus*, 40 *E. nilssoni* und 310 als Vertreter von 11 anderen Arten bestimmt werden (Schaefer 1973). Nach verhältnisgerechter Aufteilung der 266 Mandibelreste, die wegen zu starker Beschädigungen nicht signifikant sind, ist die Zweifarbfledermaus mit schätzungsweise 1140 Exemplaren vertreten. Somit hat diese Art einen fast 22%igen Anteil an der Gesamtzahl der jetzt festgestellten 5213 Wirbeltiere (es handelt sich um 4115 Mammalia, 1103 Aves, 78 Amphibia und 24 Pisces). Obwohl die Uhu-Gewölle im wesentlichen aufgelöst, Haare und Federn verrottet waren, fand sich wenigstens noch ein Gewöllfragment, das aus den Resten von 4 *V. murinus* bestand.

Wie aus der artlichen Zusammensetzung der Beute im ganzen hervorgeht, ist die Gegend damals offenbar frisch entwaldet und sehr wildarm gewesen. Es wäre daher zu vermuten, daß der Uhu seinen Nahrungsbedarf überwiegend mit Wühlmäusen decken mußte. Aber selbst die Schneemaus *(Microtus nivalis mirhanreini)*, das Not-Beutetier des Uhus im Hochgebirge (Schaefer 1932) steht mit kaum 800 Stück mit Abstand an zweiter Stelle. Daß ausgerechnet *V. murinus* am Muran (= Mauer) die Rolle des Leittieres einer der reichhaltigsten Thanatozönosen übernahm, ist eine große Überraschung.

Als die charakteristischen Fledermäuse der mitteleuropäischen Hochgebirge — speziell der Tatra — sind *E. nilssoni* und *Myotis mystacinus* bekannt. *V. murinus* ist eine der seltensten Fledermäuse der Tschechoslowakei (Hanák). Ihr Hauptverbreitungsgebiet liegt im südlichen Osteuropa. Wenn sie auch dort gegenwärtig Waldgebiete und menschliche Siedlungen nicht meidet, dürfte sie hauptsächlich und ursprünglich

als Steppentier anzusehen sein (Heptner nach Bauer 1960). Ihr Auftreten im westlichen Europa ist allerdings von vielen Stellen gegenwärtig bekannt, und zwar bis nach Frankreich, Italien und ins südliche Skandinavien hinein. Dabei scheint es sich aber im allgemeinen um Durchzügler und Wintergäste zu handeln. Richter hat als erster darauf hingewiesen, daß alle 24 Nachweise der Art in Sachsen von den Monaten August bis März datieren. Das dürfte für die meisten Teile Deutschlands gelten. Auch alle 11 von Bauer (1955) für Österreich mit Funddatum verzeichneten Stücke stammen aus der Zeit von August bis Anfang April. Erst am Ostrand Mitteleuropas (zum Beispiel nach Poots in Estland) — in groben Zügen etwa hinter dem 20. Grad östl. Länge — beginnt das Gebiet, in dem die Art gegenwärtig regelmäßig Nachwuchs hat. Wenn auch viel weiter westlich, wie etwa in Freiburg (Helversen) oder Kopenhagen, die Balzrufe der Art im Herbst häufig zu hören sind, fehlt es hier an neueren Nachweisen von Wochenstuben. Die bisher einzige mir bekannte Ausnahme bildet ein Fund von Herrn und Frau Issel (briefl. Mitt.), von 30 trächtigen Weibchen in einer Kirche bei München, der jedoch auch 24 Jahre zurückliegt. Außerdem besitzt das Zool. Museum der Universität Kopenhagen unter 80 Exemplaren dieser Art einen Foetus und 2 Junge aus früherer Zeit (Dr. H. J. Baagöe, briefl.). Bloße Übersommerungen von Männchen haben Hanák (mdl. Mitt.) neuerdings im westlichsten Teil der Tschechoslowakei und Issel (briefl.) bis 1956 im SW Deutschlands an mehreren Stellen beobachtet, letzterer auch semiadulte Weibchen. Ob die Art früher im westlichen Europa häufiger vorkam, oder ob ihre Wochenstuben besonders schwer zu finden sind oder immer nur sporadisch auftraten — im Sinne von ein- oder mehrjährigen Invasionen aus Osteuropa —, kann vorläufig nicht entschieden werden.

Aus dem Gebiet der Hohen Tatra gab es bisher keine Nachweise, aus der gesamten Slowakei lediglich zwei, und diese aus dem Vorgebirgsland der Tatra: den einen Beleg aus dem vorigen Jahrhundert, den Kocyan in ca. 800 m Höhe sammelte, besitzt das Nationalmuseum in Budapest; das andere Stück enthielt 1931 ein Gewölle der Schleiereule *(Tyto alba)* aus dem Kirchturm von Leibitz (= L'ubica, 620 m; Schaefer 1933).

V. murinus gehört zu den wanderlustigsten Fledermäusen Europas. Ein von Aellen am 26. 8. 1959 bei Bretolet/Schweiz beringtes Stück wurde nach 2 Monaten 130 km südwestlich bei Voiron/Frankreich wiedergefunden. Als sehr bezeichnend zitiere ich nach Richter ein Resultat von Kurskow: Beringung am 14. 7. 1956 bei Bialowies in Rußland, Rückmeldung vom 11. 8. 1961 von Bruck in Niederösterreich (Luftlinie 875 km). Zusammen mit Finckenstein (1934) habe ich am 25. 9. 1933 bei Görlitz/Schlesien dem vereinten Zug von Schwalben und Fledermäusen über eine Stunde zugeschaut und von letzteren etwa 500 Exemplare gezählt. Von den inzwischen bekannt gewordenen weit wanderden Arten konnten es der Größe nach Zweifarbfledermäuse, nicht jedoch Abendsegler *(Nyctalus noctula)* gewesen sein — wir schlossen damals auf die uns vertrauteren Mopsfledermäuse *(Barbastella barbastellus)*.

Unter folgenden Gesichtspunkten halte ich für wahrscheinlich, daß die Karsthöhle des Muran ein Massenquartier dieser Wanderfledermäuse war (da es relativ hoch im Gebirge liegt, kann man die Möglichkeit nicht ausschließen, daß es für viele Durchzügler als Zwischenquartier im Herbst und Frühling, also nicht als Winterquartier, gedient haben könnte):

1. Der Uhu lagert seine Fraßreste im wesentlichen nur in den Monaten März bis Juni am Brutplatz ab. In dieser Zeit beträgt sein Jagdrevier lediglich 3—5 km im Durchmesser. Es kommen also beim Muran nur Höhenlagen zwischen 950 und 2100 m in Betracht. In der klimatisch rauhen und außer einem kleinen Dorf unbesiedelten Gegend sind große Wochenstuben von *V. murinus* nach aller Erfahrung nicht zu erwarten.
2. Hätte es sich bei den Beutetieren um Sommer-Fledermäuse gehandelt, müßten an der Beschaffenheit des Materials Jungtiere zu erkennen sein. Das ist nicht der Fall.

3. Die Lage des Fundplatzes vor der Höhle ist zu frei und wird besonders von Gemsen zu oft gestört, als daß der Uhu diesen Horst ohne einen speziellen Anreiz ausgewählt haben dürfte. Als Anreiz kann am ehesten das reiche Angebot von erwachenden und leicht zu fangenden Fledermäusen unterstellt werden. Das gilt vor allem in dem kritischen Zeitpunkt im April, in dem es im Gebirge einerseits am wenigsten Nahrung gibt und sich andrerseits der Uhu entscheidet, ob er in diesem Jahr überhaupt zur Brut schreitet.

Diese Hypothese, daß die Muranhöhle am Ende des 18. Jhdts. osteuropäischen Wanderfledermäusen als Massenquartier diente, erklärt zwar am einfachsten den ungewöhnlichen Befund, stößt aber auf die Schwierigkeit, daß gegenwärtig in Mitteleuropa *V. murinus* niemals in Höhlen anzutreffen ist. Ihr Vorkommen ist eng an menschliche Siedlungen gebunden; sie gilt sogar als Stadtfledermaus. Doch liegen diese Verhältnisse vielleicht nicht überall gleich. So überwintert die Art nach Silvonen in Südskandinavien jetzt noch vielfach in Grotten, kleineren Höhlen, Kellern etc. Im übrigen sind verschiedene Höhlenfunde aus früheren Zeiten bekannt, zum Beispiel in Österreich aus den Steinbrüchen von Hundsheim (Rabeder 1972) und St. Bartholomä, sowie aus dem Geldloch im Ötscher (Funde von O. Wettstein nach Bauer 1955).

Es liegt die Vermutung nahe, daß die Zweifarbfledermaus in den letzten Jahrhunderten in Mitteleuropa ihr Verhalten geändert und ihre Winterquartiere aus den Felshöhlen in die Gebäude verlegt hat. Störungen durch Hirten, Jäger und Touristen können ihren Aufenthalt in großen Gebirgshöhlen — wie gerade der Muranhöhle — sehr erschwert haben. Gleichzeitig dürften die zahlreichen neu entstehenden Dörfer und Städte mit vielen Schlupfwinkeln in günstigem Mikroklima eine Anziehungskraft entwickelt haben. Daß der Vorgang einer Verstädterung im kurzen Zeitraum von 200 Jahren möglich ist, beweist der stellenweise viel raschere Übergang vom Wald- zum Stadtvogel (und vom Zug- zum Standvogel) bei der Amsel *(Turdus merula)*. Auch die Besiedelung der Häuser durch die Mehlschwalbe *(Chelidon urbica)*, die vor 200 Jahren noch massenhaft an den Felsen der Belaer Tatra genistet zu haben scheint, wo sie vor 50 Jahren letztmalig angetroffen wurde (Balat, Havlin u. Hudec), spricht für diese Annahme.

Schließlich konnte der Beweis erbracht werden, daß die Zweifarbfledermäuse schon vor langer Zeit an der Muranwand vorkamen, Grabungen, die ich gemeinsam mit dem Spezialisten für "subrock-profiles", Herrn V. Ložek/Prag, durchführen konnte, förderten sie mehrfach zu Tage. Ein Skelett dokumentierte nach Zustand und Lagerung, daß dieses Tier nicht als Beute an die Muranwand gebracht worden war, sondern sich den Platz in einer Höhle oder Spalte selbst gewählt und unter herabstürzendem Gestein den Tod gefunden hatte (in Vorbereitung für Decheniana).

Zusammenfassung

In einer Thanatozönose von etwa 6000 Tieren, die in einem kleinen Felswinkel in 1550 m Höhe bei einer Höhle am Muran lag — 49° 21' N, 20° 09' O —, gelang es, *Vespertilio murinus* als häufigste Art zu bestimmen. Die Unterschiede der Mandibeln, im Vergleich mit dem ähnlichen *Eptesicus nilssoni*, werden dargestellt. Die signifikanten Merkmale liegen im oralen Teil, besonders in einer Verkleinerung der Prämolar-Alveolen. Der Verf. begründet den Schluß, daß die nahe Höhle früher osteuropäischen Wanderfledermäusen als Winter- oder Durchzugsquartier und zugleich einem Uhu als Nahrungsmagazin diente.

Summary

A thousand parti-coloured bats (Vespertilio murinus L.) from the High Tatra Mountains — as shown by mandibles

From a thanatocenose of 6000 animals found in a small niche 1550 m above sea level near to a rocky cave in the Mount Muran — 49° 21' N, 20° 09' E —, it was possible to determine

V. murinus as the most common species. The mandibular differences in comparison with those of the similar Northern Bat *(Eptesicus nilssoni)* are described. The significant characteristics are located in the oral part, especially in a reduction in size of the premolars. The author gives arguments for the conclusion that in former times the cave served as quarters for migrating bats from eastern Europe and at the same time as a food store for breeding Eagle Owls.

Literatur

Aellen, V. (1961): Le bagument des chauves-souris au col de Bretolet (Valais). Arch. des Sciences, Genève **14** (3), 365—392.

Balât, F.; Havlin, J.; Hudec, K. (1955): Die Vogelwelt der Hohen Tatra. Zool. a Entom. Listy, Fol. Zool. et Ent. **IV** (XVII), 329—350.

Bauer, K. (1955): Ein unbekanntes Säugetier der Stadt Linz — die Zweifarbige Fledermaus *(Vespertilio discolor* Natt.). Naturkundl. Jb. d. Stadt Linz, 357—364.

Bauer, W. (1960): Die Säugetiere des Neusiedlersee-Gebietes (Österreich). Bonn. zool. Beitr. **11** (2—4), 141—344.

Bobrinskij, N.; Kuznezov, B.; Kuzyakin, A. (1965): Opredelitel Mlekopitajuschich SSSR. Moskva.

Finckenstein, H. v.; Schaefer, H. (1934): Fledermauszug am Tage. Zool. Anz. **106** (1/2), 46—48.

Helversen, O. v. (1967): *Vespertilio discolor* im Stadtgebiet von Freiburg i. Br. Myotis **V**, 24—25.

Hanák, V. (1967): Verzeichnis der Säuger der Tschechoslowakei. Säugetkdl. Mitt. **15** (3), 193—221.

Miller, G. (1912): Catalogue of the mammals of western Europe. London.

Mošanski, A.; Gaiser, J.: (1965): Ein Beitrag zur Erforschung der Chiropteren-Fauna der Hohen Tatra. Bonn. zool. Beitr. **16** (3/4), 249—267.

Poots, L. (1957): Ergänzende Daten zur Fauna der Fledermäuse der estnischen SSR. Eesti NSV Tead. Ak. J. As. Lood. Seltsi Aast. **50**, 311—312.

Rabeder, G. (1972): Die Insectivoren und Chiropteren aus dem Altpleistozän von Handsheim. Ann. Naturh. Mus. Wien **76**, 450 f.

Richter, H. (1967): Die Zweifarbfledermaus, *Vespertilio discolor* Natt., in Sachsen. Zool. Abh. Staatl. Mus. f. Tierkde. Dresden **29** (5), 56—64.

Schaefer, H. (1932): Über die Ernährung des Uhus in den Alpen. Beitr. z. Fortpflbio. d. Vögel **8** (6), 222—224.

— (1933): Eine interessante Beutetierliste der Schleiereule am Fuße der Hohen Tatra. Zool. Anz. **101** (5/6), 164—167.

— (1938): Wovon ernährt sich der Uhu im Gebirge? Beitr. z. Fortpflbio. d. Vögel **14** (1), 21—25.

— (1973): Zur Faunengeschichte der Fledermäuse in der Hohen Tatra. Bonn. zool. Beitr. **24** (4), im Druck.

Siivonen, L. (1968): Nordeuropas Däggdjur. Helsingfors/Stockholm.

Woloszyn, B. (1970): The holocene Chiropteran Fauna from the Tatracaves. Fol. Quatern. **35**, 1—52.

Anschrift des Verfassers: Dr. Helmut Schaefer, 5062 Hoffnungsthal (Bez. Köln), Im Kläfberg 22

Die unterschiedliche Dauer von Schlaf- und Wachphasen während einer Winterschlafperiode des Burunduk, *Tamias (Eutamias) sibiricus* Laxmann, 1796

Von R. Jaeger

Aus dem Institut für Zoologie der Johannes-Gutenberg-Universität Mainz

Eingang des Ms. 14. 4. 1973

In einer vorangehenden Untersuchung (Jaeger 1969) konnte gezeigt werden, daß der Burunduk ein echter Winterschläfer ist. Da die Dauer der Schlafphasen sehr stark variierte und ein häufiger Wechsel von Schlaf- und Wachphasen zu beobachten war, erhob sich die Frage, ob sich die mittlere Dauer von Schlaf- und Wachphasen im Verlaufe einer Winterschlafperiode ändert. Außerdem sollte geprüft werden, welchen Einfluß die Temperatur der Umgebung haben kann.

Tiere und methodische Vorbemerkungen

7 männliche Burunduks *Tamias (Eutamias) sibiricus*, die im Jahre 1970 aus der UdSSR als Wildfänge importiert wurden, standen für diese Untersuchung zur Verfügung. Das mittlere Körpergewicht der Tiere lag zu Beginn der Beobachtungszeit, d. h. im August 1970, bei 78 ± 6 g. Alle Tiere wurden in Einzelkäfigen (50×50×50 cm) gehalten. Sie hatten reichlich Nistmaterial zur Verfügung. In diesen Käfigen befand sich je ein kleiner Nistkasten, der immer als Unterschlupf diente und aus dem die Tiere nur zur Nahrungsaufnahme herauskamen. Futter wurde so reichlich in den Käfigen deponiert, daß eine Auffüllung nur in Abständen von 2 Wochen erfolgen mußte. Da die Versuchstiere selber gerne Vorräte anlegten, erwies sich dieses Verfahren als günstig, um die Tiere ungestört zu lassen. Als Nahrung wurden Äpfel, Karotten, Sonnenblumenkerne und Haselnußkerne gegeben.

Aus Kenntnissen früherer Untersuchungen konnte ich davon ausgehen, daß bei Temperaturen unter 10° C relativ selten eine Lethargieperiode zu beobachten ist. Deshalb wurden die Versuchstiere in zwei Gruppen bei 15° C (4 Tiere) und bei 20° C (3 Tiere) gehalten. Die Versuchstiere wurden einer Photoperiode von 12 Stunden Helligkeit und 12 Stunden Dunkelheit mit methodisch bedingtem plötzlichen Übergang unterworfen. Die Beleuchtungsstärke im Raum betrug 800 Lux. Als Kriterium für den Eintritt bzw. das Ende der Schlafphasen wurde die Änderung der Körpertemperatur gewertet, wobei die absolute Körpertemperatur nur bei den Tieren I, II, V und VI erfaßt wurde. Die Temperaturmessung erfolgte bei den Tieren I und II der Gruppe bei 15° C und bei Tier V und VI der 20° C-Gruppe mit telemetrischer Methode (Jaeger l. c.), bei allen übrigen Versuchstieren durch Messung der Temperatur einer im Nistkasten als Unterlage angebrachten Kupferplatte. Zur Temperaturmessung diente dabei ein elektrisches Thermometer. Da die Versuchstiere ihre Nistkästen lediglich zur Nahrungsaufnahme kurzfristig verließen, konnte die an der Kupferunterlage gemessene Temperatur als Maß für die Körpertemperatur bzw. den Aktivitätszustand gewertet werden.

Im Wachzustand stieg die Temperatur der Kupferplatte, wenn sich ein Tier im Nistkasten befand, um 8° C über die Umgebungstemperatur. In den Lethargiephasen dagegen wurden an der Kupferplatte Temperaturen in der Nähe der Raumtemperatur gemessen. Der Aktivitätszustand wurde außerdem durch laufende Beobachtung der Versuchstiere direkt kontrolliert.

Ergebnisse

Der Eintritt der ersten Winterschlafperiode mit Absinken der Körpertemperatur auf die Umgebungstemperatur war bei den Individuen sehr verschieden.

Die Tabelle enthält die Daten der ersten Lethargieperiode in den Jahren 1970 und 1971 bei 15° C und bei 20° C. Außerdem gibt die Tabelle die Zeitspanne zwischen

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 10—15
© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

erstem und letztem Auftreten einer Winterschlafperiode bei den einzelnen Tieren. Dies dürfte mit der gesamten Dauer der Winterschlafbereitschaft identisch sein.

Aus der Tabelle ist weiterhin zu ersehen, daß bei den hier untersuchten Temperaturen die Umgebungstemperatur offenbar keinen Einfluß auf den Eintritt der ersten Lethargieperiode hat und daß ebenfalls die Gesamtdauer der Winterschlafperiode nicht von der Umgebungstemperatur beeinflußt wird.

Die Unterschiede bei jedem einzelnen Tier sowohl bezüglich des Eintritts der ersten Schlafperiode als auch hinsichtlich der gesamten Dauer der Schlafbereitschaft in den beiden Jahren sind nicht erheblich. Da die äußeren Bedingungen in beiden Jahren gleich waren, können sie nicht für diese Unterschiede verantwortlich gemacht werden.

Bei der Gegenüberstellung der Dauer von Schlaf- und Wachphasen innerhalb einer Winterschlafperiode zeigte es sich sehr deutlich, daß sowohl die Dauer der Lethargiezustände und damit auch diejenige der Wachphasen nicht konstant blieb. Um die Unterschiede zu verdeutlichen und eine Quantifizierung der Relationen von Schlaf- und Wachphasen zu erreichen, wurden aus der Gesamtzeit der Winterschlafperiode folgende drei Zeitspannen herausgegriffen und untereinander hinsichtlich der Dauer der Schlaf- bzw. Wachphasen verglichen: Zeitspanne vom 15. 11. bis 5. 12., vom 15. 12. bis 5. 1. und vom 15. 1. bis 5. 2.

Diese Zeitspannen sind mit den in Abbildung 1 angegebenen Phasen gleichzusetzen. Das Diagramm zeigt, daß die Dauer der Schlafphasen in Phase II weit über die Werte in Phase I und III hinausragt. Trotz der großen Streuung der Einzelwerte ist eine statistische Sicherung auf dem 5 %-Niveau leicht möglich. Nicht zu sichern ist dagegen ein Unterschied bei den verschiedenen Temperaturen. Bei den Versuchstieren (I, II, V, VI), bei denen eine absolute Temperaturmessung telemetrisch

Eintritt der ersten Winterschlafphase und Ende der letzten Lethargieperiode und die daraus errechnete Gesamtdauer der Winterschlafbereitschaft für die Jahre 1970 und 1971 bei 15° C und 20° C. Außerdem ist die Zahl der Lethargieperioden angegeben

Umgebungs-temperatur	Tier Nr.	Eintritt der ersten Winterschlafphase		Ende der letzten Winterschlafphase		Gesamtdauer des Winterschlafs in Tagen		Zahl der Lethargieperioden	
		1970	1971	1970	1971	1970	1971	1970	1971
15° C	I	21. 12.	15. 12.	12. 4.	17. 2.	88	65	34	39
	II	8. 11.	2. 11.	3. 4.	11. 3.	147	130	62	58
	III	1. 11.	29. 10.	16. 4.	17. 3.	167	140	69	60
	IV	8. 11.	4. 11.	15. 3.	9. 4.	128	157	51	59
Mittel						132,5±34	132,0±40		
20° C	V	5. 11.	7. 11.	19. 3.	20. 3.	125	134	62	66
	VI	14. 11.	28. 11.	24. 2.	28. 1.	101	62	43	28
	VII	29. 11.	7. 11.	6. 4.	2. 4.	129	121	55	53
Mittel						118,3±15	105,7±38		

Abb. 1. Die mittlere Dauer der Schlaf- (s) und Wachphasen (w) in Stunden bei 15° C und 20° C in den drei Phasen des Winterschlafes (siehe Text)

möglich war, konnte festgestellt werden, daß bei einer unterschiedlichen Zahl von Lethargieperioden zu Beginn der Winterschlafzeit die Körpertemperatur nicht auf das Niveau der Umgebungstemperatur abgesunken war.

Dieser Befund wurde auch zur Abgrenzung der Phasen I und II mit herangezogen.

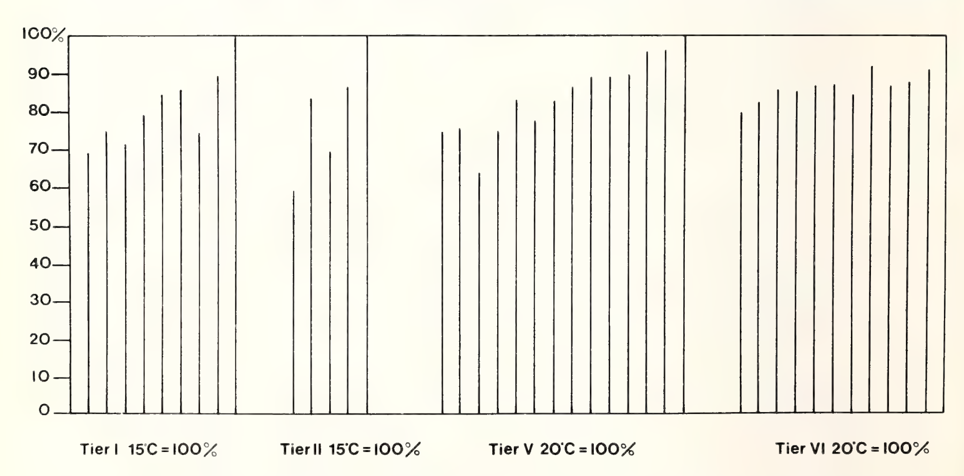


Abb. 2. Grad der Körpertemperatursenkung in % der Umgebungstemperatur für die Tiere I, II, V und VI in den ersten Winterschlafperioden der Phase I. Die Darstellung endet mit dem erstmaligen Erreichen der Umgebungstemperatur

Im Dezember war dieses Verhalten bei keinem der Tiere mehr festzustellen und trat auch nicht mehr bis zur Beendigung des Winterschlafes auf. In Abbildung 2 ist jeweils für die Tiere I, II, V und VI der Grad der Temperatursenkung in % der Umgebungstemperatur für die ersten Winterschlafperioden bis zum Auftreten des erstmaligen Absinkens der Körpertemperatur auf den Wert der Umgebungstemperatur dargestellt. Deutlich gehen daraus auch die großen individuellen Unterschiede hinsichtlich dieses Verhaltens hervor.

Diskussion

Über eine unterschiedliche Dauer der Schlafperioden haben bisher PENGELLY und FISHER (1961) nach Untersuchungen an 7 Zieseln *(Citellus lateralis)* und STRUMWASSER et al. (1964) nach Beobachtung eines Tieres der gleichen Art berichtet. Sehr ausführliche Ergebnisse liegen von TWENTE und TWENTE (1967) vor. Diese Autoren haben ebenfalls an *Citellus lateralis* umfangreiche Untersuchungen über den Eintritt der ersten Winterschlafphasen sowie über die Relationen der Länge von Wach- und Schlafzeiten ausgeführt. Die ersten Winterschlafperioden traten bei diesen Tieren allerdings bei 5° C Umgebungstemperatur in der Zeit vom 24. 9. bis 15. 11. auf. Die ersten sechs Schlafperioden zeigten eine progressive Verlängerung ihrer Dauer, während gleichzeitig die Wachzeiten kürzer wurden. Die Autoren sprechen hier von einem „autumn pattern". In der Zeit nach etwa sieben bis acht Schlafperioden konnten die Autoren eine Konstanz der Dauer aller Schlafperioden nachweisen, wobei die absolute Dauer der Schlafphasen sich als temperaturabhängig erwies. Die Autoren bezeichnen diese Zeitspanne als „winter pattern". Gegen Ende der gesamten Winterschlafzeit zeigten die letzten 4 Schlafperioden wieder eine zunehmende Verkürzung, diese Phase wird als „spring pattern" gekennzeichnet. Es ist eindeutig, daß die in dieser Arbeit für *Tamias (Eutamias) sibiricus* beschriebenen Phasen I und II diesen verschiedenen „sleep patterns" völlig entsprechen.

Allerdings entsprechen sich die Ergebnisse nicht im Hinblick auf die Temperaturabhängigkeit der Dauer von Schlafphasen in Phase II. Es wäre denkbar, daß der Temperatureinfluß bei einem Temperaturunterschied von 5° C nicht meßbar ist. Ein Experimentieren bei tieferen Temperaturen als 15° C hielt ich aber nicht für günstig, da bei früheren Beobachtungen (JAEGER l. c.) bei Umgebungstemperaturen unter 10° C bei diesen Tieren keine Winterschlaflethargie zu beobachten war. Diese Frage bedarf aber noch einer genaueren Prüfung.

STRUMWASSER (1959) klassifizierte die Winterschläfer unter den Rodentia in drei Gruppen gemäß ihres sehr unterschiedlichen Verhaltens beim Eintritt des Winterschlafes: Eine erste Gruppe, zu der er den Goldhamster rechnet, zeichnet sich durch nach langer Vorbereitungszeit plötzlich auftretende, tiefe Lethargie aus. Eine zweite Gruppe, zu der Arten der Gattung *Perognathus* gehören, fällt nach kurzer Vorbereitung ebenfalls rasch in tiefe Lethargie, wogegen eine dritte Gruppe, darunter Ziesel und Murmeltiere, den Zustand tiefer und langer Lethargie erst allmählich erreichen. Zu dieser dritten Gruppe können wir auch den Burunduk rechnen.

STRUMWASSER hält äußere und innere Faktoren als Voraussetzung für das Eintreten von Winterschlaf für gleichbedeutend, ja in seiner schematischen Darstellung erachtet er die äußeren „permissive environmental factors" als notwendige Bedingungen. In meinen Versuchen trat Winterschlaf aber bei Zimmertemperatur, Zwölfstundentag und beliebigem Futterangebot ein. Danach bestehen sicherlich Artunterschiede in den notwendigen, äußeren Konstellationen und ihrer Variationsbreite, bei der Winterschlaf noch eintritt. Beim Burunduk weichen diese äußerlichen Bedingungen offenbar nicht wesentlich von solchen ab, die bei voller Aktivität herrschen. Entscheidender ist bei ihm anscheinend eine innere Winterschlafbereitschaft.

Die anfänglichen kurz dauernden Lethargieperioden mit geringer Senkung der Körpertemperaturen werden von STURMWASSER (l. c.) als sog. „test drops" bezeichnet. Diese „test drops" sollten den Organismus des Winterschläfers über den „Stand der Winterschlafbereitschaft" informieren und bei Erreichen eines ädaquaten Vorbereitungsstandes das Signal zur Einleitung der Tiefenlethargie geben. Schließt man sich dieser für die Tiere der dritten Gruppe recht einleuchtenden Hypothese an, so läßt sich hieraus sehr leicht eine Erklärung dafür ableiten, daß bei den Burunduks bei normalen und mittleren Umgebungstemperaturen die Lethargieperioden leichter eintreten als bei den tieferen Temperaturen. Höhere Umgebungstemperaturen stellen wesentlich geringere Anforderungen an die physiologisch-biochemischen Adaptionen, die zum Überleben längerer Lethargieperioden bei erniedrigter Körpertemperatur nötig sind. Die Vorbereitungen können kürzer sein. Die „test drops" melden eher volle Bereitschaft, und wenn die inneren Faktoren übereinstimmen, kann die Lethargieperiode auf der entsprechenden Temperaturstufe beginnen. Die von mir selber (JAEGER l. c.) vertretene Ansicht, daß der Burunduk ein Kurzschläfer sei, ist wohl dahingehend zu erweitern, daß diese Tiere bei Temperaturen unter 10° C unter der Voraussetzung der Notwendigkeit einer langen und gründlichen Vorbereitung auf die Lethargie bei so tiefen Temperaturen erst gar nicht über das Stadium der „test drops" hinauskommen.

Dies mag der Grund sein, warum Burunduks gerade bei winterlichem Wetter so oft im Freien zu sehen sind (vgl. LUTHER 1952), was zur Folge haben mußte, daß ihre Bereitschaft zum Winterschlaf nicht sehr hoch eingeschätzt wurde.

Zusammenfassung

Bei sieben männlichen Burunduks wurde die Dauer der Schlaf- und Wachphasen im Verlaufe einer Winterschlafperiode gemessen. Drei Tiere wurden bei 20° C, vier bei 15° C gehalten. Die Dauer der Schlafphasen war zu Beginn und am Ende einer Winterschlafsaison kürzer als in einer mittleren Zeitspanne, die mit dem Hochwinter zusammenfällt. Es wurden Eintritt und Gesamtdauer der Winterschlafperiode ermittelt; dabei zeigte sich, daß bei einem Temperaturunterschied von 5° C kein Einfluß auf diese Daten zu erreichen war. Bei vier Tieren konnte mit telemetrischer Methode die absolute Körpertemperatur während der Schlafphasen ermittelt werden. Es zeigte sich, daß bei den Tieren eine unterschiedliche Anzahl von Lethargieperioden die Winterschlafsaison einleiten, bei denen die Körpertemperatur nicht auf die Umgebungstemperatur absinkt. Im Sinn von STRUMWASSER (1959) können diese frühen Lethargiephasen im Herbst als „test drops" angesehen werden. Dadurch wird erklärbar, daß der Burunduk bei tiefen winterlichen Umgebungstemperaturen als Kurzschläfer gilt, nämlich dann, wenn „test drops" dauernd eine ungenügende physiologische Winterschlafbereitschaft melden, die andrerseits zum Überleben tiefer Körpertemperaturen notwendig wären.

Summary

Duration of lethargic and active phases during the hibernating period of the asiatic chipmunk Tamias (Eutamias) sibiricus Laxmann, 1796

The duration of lethargic and active phases was measured in seven asiatic chipmunks *(Tamias [Eutamias] sibiricus)*. Three animals were caged at 20° C other four were kept at 15° C. At the beginning and the end of the hibernating season the lethargic periods were significantly shorter than during a mid winter period. The temperature difference of 5° C had no significant influence on the date of entrance and duration of the hibernating period. In four animals where absolute body temperature could be measured by telemetric method it was shown that during a first variable couple of lethargic periods body temperature was not decreased down to environmental temperature values. This phenomen was compared with the "test drop" theory of STRUMWASSER. In the case of the asiatic chipmunk the functioning of "test drops" could prevent the animal to fall into deep hibernation, when environmental temperature is very low, a fact which leads to the opinion that the asiatic chipmunk shows himself not a true hibernator, because he was frequently seen running around during wintertime.

Literatur

JAEGER, R. (1969): Zum Winterschlaf des Burunduks, *Tamias (Eutamias) sibiricus* Laxmann, 1796. Z. Säugetierkunde **34**, 361—370.

LUTHER, W. (1952): Beobachtungen an einem ostasiatischen Backenhörnchen *Eutamias asiaticus* in Gefangenschaft. Z. Tierpsychol. **9**, 411—415.

PENGELLY, E. T.; FISHER, K. C. (1961): Rhythmical arousal from hibernation of the constant temperature and light in the golden mantled ground squirrel, *Citellus lateralis tescorum,* Can. J. of Zool. **39**, 105—120.

STRUMWASSER, F. (1959): Factors in the pattern, timing and predictability of hibernation in the squirrel, *Citellus beecheyi,* Am. J. of Physiol. **196**, 8—14.

STRUMWASSER, F.; GILLIAM, J. J.; SMITH, J. L. (1964): Long term studies on individual hibernating animals, Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A IV **71**, 401—414.

TWENTE, J. W.; TWENTE, J. A. (1967): Seasonal variation in the hibernating behaviour of *Citellus lateralis,* Mammalian Hibernation III, Ed. K. C. Fisher et al. Edinburgh and London.

Anschrift des Verfassers: Dr. R. JAEGER, Institut für Zoologie der Johannes-Gutenberg-Universität, 65 Mainz, Saarstr. 21

Variability in number and distribution of *Apodemus flavicollis* (Melch.) and *A. sylvaticus* (L.) in South Sweden

By INGE HOFFMEYER and LENNART HANSSON

Zoological Laboratory, University of Copenhagen and Institute of Forest Zoology, Skogshögskolan, Stockholm

Receipt of Ms. 10. 5. 1973

1. Introduction

Apodemus sylvaticus (L.) is a very common small rodent in South Sweden which in most autumns occurs in large numbers in forest habitats (HANSSON 1967). The species also appears regularly on open fields (HANSSON 1968). *Apodemus flavicollis* (Melch.) is usually found in considerably smaller numbers and almost only appears in forest habitats, but may during certain years reach high numbers (cf. HANSSON 1967).

During a study of habitat selection and behaviour of the two *Apodemus* species at the Stensoffa Ecological Station in southernmost Sweden (cf. e. g. HOFFMEYER 1973), *A. flavicollis* was found in large and increasing numbers during 1972. An opportunity was thus presented to examine the population increase and the habitat distribution of *A. flavicollis* and the possible effects on the *A. sylvaticus* population. Long-term population studies in the area were used for the analyses and some particular examinations were also performed.

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 15—23
© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

2. Methods

2.1. Small quadrat catches

The Stensoffa area was used as one of the sampling localities for a pan-Nordic monitoring programme concerning small rodents. Trapping was performed in four habitats with small quadrats (MYLLYMÄKI et al. 1971) during the autumn, late winter, spring and high summer. Population structure, reproduction and weight were determined for the animals caught.

2.2. Unsystematic live-trapping

Live-traps were put in the "best positions» in the forests and on grasslands in order to obtain as many animals as possible for the experiments. The trapping was non-regular but as there was a great trapping effort the catches are believed to be comparable in 1971 and 1972.

2.3. Long-term removal

Twenty live-traps were located in the garden of the Stensoffa Station since 1967. The station is situated in about the middle of a 10 ha abandoned field, mainly surrounded by forests but connected with other extensive abandoned fields. The shortest distance to a forest is about 75 m. The project and results will be treated in another context but it may be stated here that the catches partly reflect the population pressure for various species.

2.4. Examination of occurrence on fields in relation to distances to forests

2.4.1. Removal lines

Six lines of 14×2 live-traps were placed starting from inside beech forests and out onto sandy, abandoned fields for two days during September 1972. The distance between trap stations was 15 m with 3 stations in the forest, 1 station on the forest edge and 10 stations thus extending 150 m out onto the fields.

2.4.2. Random quadrats

Ten small quadrats with live-traps were radomly distributed on sandy, abandoned fields during August and October 1972 so that the distance to the nearest forest was variable. Animals were trapped for four days and removed each day.

3. Habitats

3.1. Beech forests

This habitat consisted mainly of pure mature beech, *Fagus silvatica,* but some mature oaks, *Quercus robur,* and pines, *Pinus silvestris,* were also present. The field layer was rather poor and contained low herbs and *Rubus idaeus.*

3.2. Reforestations

These areas had been reforested with spruce, *Picea abies,* after the beech forest had been cut. A luxuriant field layer dominated by *Chamaenerion angustifolium* and *R. idaeus* was also present.

3.3. Abandoned fields on mineral soil

These habitats were sandy, dry areas with a rather open grass cover dominated by *Dactylis glomerata.*

3.4. Abandoned fields on peat soil

This habitat type consisted of wet areas with a luxuriant vegetation cover of mainly grasses and sedges, e. g. *Deschampsia caespitosa* and *Carex nigra.*

4. Results

4.1. Small quadrat catches in four habitats during 1971—73

In all four habitats examined, there was a change in the proportions of *A. flavicollis* and *A. sylvaticus* trapped during 1971–73 (Fig. 1). The number of *A. sylvaticus* decreased rapidly from autumn, 1971 to late winter and spring, 1972. There

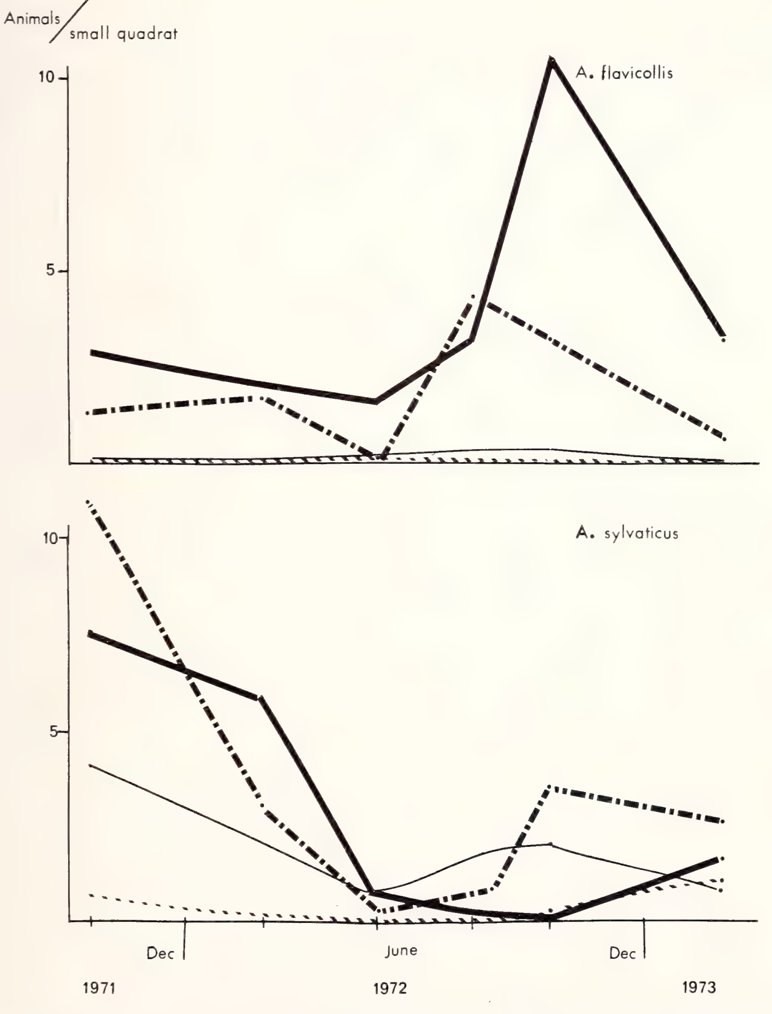


Fig. 1. Mean number of animals caught per small quadrat in four habitats during 1971—73. About ten small quadrats were randomly distributed in each habitat during each trapping period ——— = beech forest; –.–.– = reforestation; ——— = sandy, abandoned fields; — — — = abandoned fields on peat soil

was only a slight increase in "field" habitats (with generally more captures on sandy than on peat soil) during the summer-autumn period of 1972 and a further decrease for the beech forest. For *A. flavicollis,* there was a slight decrease until the spring of 1972 and thereafter a rapid increase, especially for the beech forest. For both species, highest numbers were obtained during the autumns of 1971 and 1972 in the same habitats, i. e. in the beech forest for *A. flavicollis* and in the reforestations for *A. sylvaticus.* However, during 1972 as compared with 1971, there were significantly more *A. flavicollis* caught per quadrat in the beech forests ($t = 3.24$, $p < 0.01$) and fewer *A. sylvaticus* in the beech forests ($t = 4.73$, $p < 0.001$) and the reforestations ($t = 5.58$, $p < 0.001$). During the late winter of 1973, there was a pronounced decrease in the *A. flavicollis* population. The *A. sylvaticus* population was now more evenly distributed in the four habitats and there was an increase in the numbers present in the beech forest.

The inverse relations for catches of *A. flavicollis* and *A. sylvaticus* could have been due to e. g. competition for traps or differences in the selection of micro-habitats. Both these conditions ought to have resulted in negative correlations between catches of the two species in the quadrats. Examination showed insignificant correlations for the beech forest ($r = -0.54$) and the reforestations ($r = +0.04$) for the autumn of 1971, but a significant positive correlation for the reforestations for the autumn of 1972 ($r = +0.64$, $P < 0.05$). These were the only habitats and times with considerable numbers of animals of both species.

Table 1

Population structure and weights of *A. flavicollis* and *A. sylvaticus* caught in small quadrats in various habitats during the autumns of 1971 and 1972

Habitat	Year	Juv.	Ad.	Subad.	Post repr.	Σ speci-mens	Weight of subadults ($\bar{x} \pm$ SE)
A. *A. flavicollis*							
Beech forest	1971	2	12	11	6	31	30.0±1.4
Beech forest	1972	1	37	33	24	95	27.9±0.8
Reforestations	1971	0	3	4	3	10	26.9±1.2
Reforestations	1972	0	8	15	7	30	31.1±1.3
B. *A. sylvaticus*							
Reforestations	1971	4	2	62	8	76	17.5±0.3
Reforestations	1972	3	4	17	10	34	16.2±0.3
Abandoned fields	1971	4	11	20	12	47	16.2±0.5
Abandoned fields	1972	8	3	28	8	47	16.0±0.4

The population structures during the two autumns were examined for the beech forests and the reforestations for *A. flavicollis* and in the reforestations and on abandoned fields for *A. sylvaticus* (Tab. 1). As only one *A. sylvaticus* was caught in the beech forest during the autumn of 1972, a comparison was impossible for this habitat. The population structures of *A. flavicollis* were very similar for the two years while there was a considerably lower proportion of *A. sylvaticus* subadults in the reforestations during 1972. (When compared to the rest of the catches, $\chi^2 = 11.57$, $P < 0.001$). The weights of these subadults were also significantly lower in 1972 than in 1971 ($t = 3.24$, $P < 0.01$). On abandoned fields with very few *A.*

flavicollis, there were no such changes. Subadults of *A. flavicollis* in the reforestations weighed more during 1972 than as compared to 1971 ($t = 2.34$, $P < 0.05$).

4.2. Live-trapping during the autumns 1971 and 1972

The unsystematic live-trapping (Tab. 2) revealed the same pattern of distribution for the two species, i. e. *A. sylvaticus* was most common in both the beech forests and on the abandoned fields during the autumn of 1971, and *A. flavicollis* appeared in large numbers in the forests during 1972, while *A. sylvaticus* was almost only found in the fields. Live-trapping (multiple-catching traps) yielded a relatively larger number of *A. flavicollis* in the forests during 1972 than of *A. sylvaticus* in 1971.

4.3. Long-term removal

The number of continuous removal catches (Fig. 2) differed for the two years mainly in the great number of *A. flavicollis* caught from June until November–December, 1972. In 1971, there were only rather occasional catches of *A. flavicollis* for the same period. For both years there were a great number of *A. sylvaticus* caught. In 1972 the summer-autumn increase was delayed, i. e. the first animals were not caught until the middle of August, whereas the increase in 1971 started during June. A comparison of the distribution of catches of *A. sylvaticus* for the two years showed a significant difference ($\chi^2 = 37.62$, $P < 0.001$). However, in both years the peak fell in September, which was also the case for *A. flavicollis* in 1972.

4.4. Distributions on fields of the two species during the autumn of 1972

The lines of traps extending from forests and onto the fields (Fig. 3) showed that this year the forest edge was a clear limit for the penetration of the grassland-living *A. sylvaticus*. Specimens were caught in trap stations at each unit distance outside the forest but in none inside the forest. *A. flavicollis* was caught in great numbers inside the forests but a few were also caught on the fields. The numbers caught at

Table 2

Catches from unsystematically placed live-traps during August—October 1971 and 1972

	Beech forest						Abandoned fields					
	1971			1972			1971			1972		
	Σ trap nights	Σ animals	$\bar{x}$, animals trap	Σ trap nights	Σ animals	$\bar{x}$, animals trap	Σ trap nights	Σ animals	$\bar{x}$, animals trap	Σ trap nights	Σ animals	$\bar{x}$, animals trap
A. flavicollis	1428	99	0.07	1032	217	0.21	1470	20	0.01	2172	35	0.02
A. sylvaticus		140	0.10		7	0.01		212	0.14		188	0.09

the two ends of the lines were due to an edge effect appearing when the distance between trap stations is smaller than the home ranges of the species.

When the correlations were examined between catches in quadrats on the fields and the distances to the forests (Tab. 3), significant negative correlations were found for *A. flavicollis* and for *A. sylvaticus* during August. No *A. flavicollis* were captured in the fields during October. The correlation to the distance to the beech mast/acorn forests was not better than the correlation to only the nearest forest edge. Obviously *A. flavicollis* only penetrated the fields in the near vicinity of the forests. There was a tendency of *A. sylvaticus* to gather close to the forests.

5. Discussion

In 1972, the numbers of *A. flavicollis* increased very greatly but there was no noticeable change in the habitat distribution from 1971. The increase only occurred in the beech forests and in the forest-like reforestations. On the other hand, the change in habitat distribution of *A. sylvaticus* from 1971 to 1972 was very distinct. There was a marked decrease in the forest populations in 1972. However, this species seemed to prefer forest-like habitats, as even in this year the largest numbers were caught in the reforestations. The number of *A. sylvaticus* caught on abandoned fields was almost unchanged at the time of the decrease in the forests.



Fig. 2. Animals caught by continuous removal trapping at the Stensoffa Ecological Station. ——— = *A. flavicollis;* - - - = *A. sylvaticus*

The population structure and physiology of *A. sylvaticus* were affected in habitats where *A. flavicollis* occurred, i. e. in the reforestations. There seems to have been a low recruitment in high and late summer, 1972 as few subadults were caught later on. However, reproduction and spring survival appeared to be normal with the usual number of post-reproductive animals present during the autumn 1972. The low summer recruitment might be the reason for the delayed immigration to the Stensoffa garden traps.

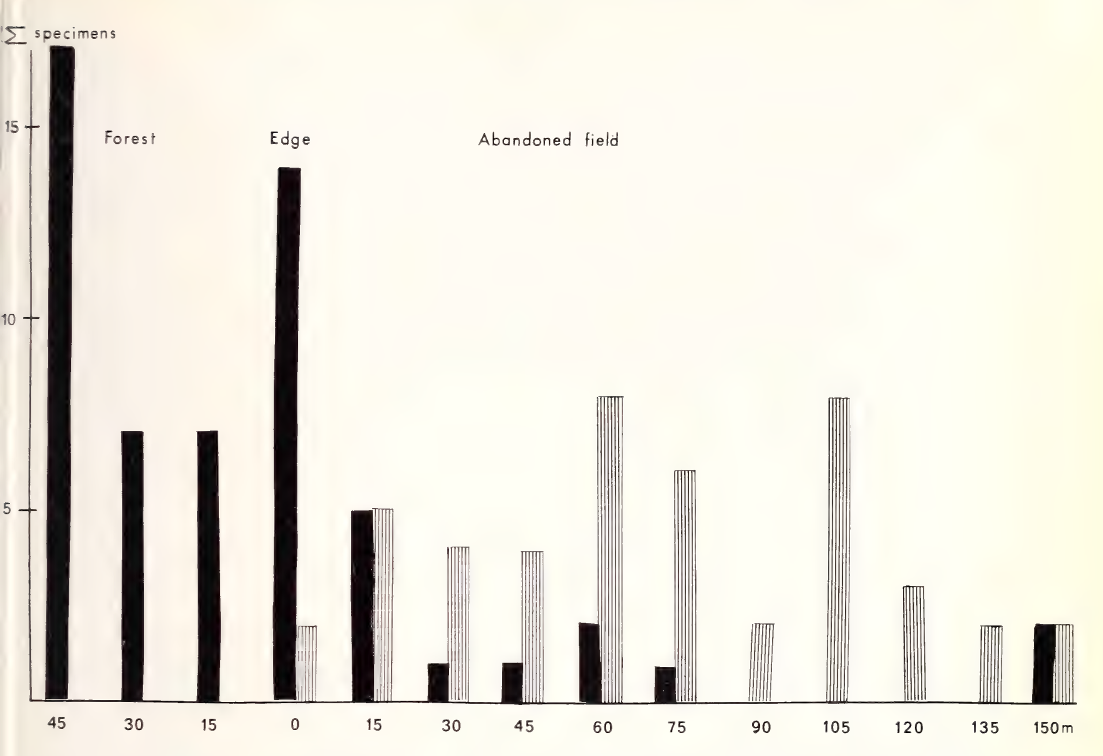


Fig. 3. Distribution of catches in six removal lines extending from beech forest out onto sandy, abandoned fields. ▮ = *A. flavicollis* ||||| = *A. sylvaticus*

There are thus clear indications that *A. sylvaticus* was negatively affected by *A. flavicollis* during the peak occurrence of the latter. Hoffmeyer (1973) experimentally found that *A. flavicollis* were able to dominate *A. sylvaticus* in a passive way. Such a dominance, perhaps enhanced by aggressiveness (it has been demonstrated that breeding animals are more aggressive than nonbreeding, Sadleir 1965, Watson, Moss 1970) — may explain the decrease of *A. sylvaticus* in the forests and the limitation of this species to the fields during the summer of 1972. Early summer may be a critical period for *A. sylvaticus* with regard to food conditions (Hansson 1971). *A. flavicollis* in general eats the same kinds of food, and a domi-

Table 3

Correlation between small quadrat captures on abandoned fields and the distances to forest habitats

NS = non-significant

Distance	A. sylvaticus				A. flavicollis	
	August		October		August	
	r	P	r	P	r	P
Forests generally	—0.64	<0.05	—0.47	NS	—0.72	<0.05
Beech/oak forests	—0.62	NS	—0.52	NS	—0.64	<0.05

nating behaviour on its part might affect food availability for perhaps especially the young of *A. sylvaticus.*

Environmental conditions which cause an out-break of *A. flavicollis* might include weather and food. The 1970–71 and 1971–72 winters were both mild, although there was much snow in November, 1971 and low temperatures in March, 1971 and January, 1972. There was no authoritative registration of the acorn and beech-mast productions for the autumns 1970—72, but personal observations agreed with those of foresters that there was a peak production in 1971 and a low in 1972. The cone production of spruce was locally abundant in 1971 (Simak, Andersson 1971) and there is a positive correlation of the production of spruce and beech (Hansson 1971).

Hansson (1971) showed that in an area where there were no *A. flavicollis* present, a good beech-mast crop resulted in an increase in the *A. sylvaticus* population during the same autumn and the following year. In an area where *A. flavicollis* was also present, there was an increase in the *A. sylvaticus* population the same autumn whereas only *A. flavicollis* increased the following year. In forests where the species *A. sylvaticus* was not present, the number of *A. flavicollis* increased during the year after a peak beech-mast or acorn crop (Grodzinski et al. 1966; Bobek 1971). The more rapid reactions of *A. sylvaticus* might be due to invasions from fields and perhaps also to a higher turnover rate. It thus appears that a peak tree seed crop causes increases in the populations of small granivorous rodents. For populations of *A. sylvaticus,* the increase may occur both during the same year and the next year, and for *A. flavicollis,* just the next year. If, however, *A. flavicollis* and *A. sylvaticus* are both present, the former will suppress the nextyear increase in the latter. Similar conditions have been observed for *Microtus oeconomus* (Pall.) and *M. agrestis* (L.) where the subordinate species was driven out from grasslands (Tast 1968).

Acknowledgements

We are very grateful to Professor Per Brinck, Zoological Institute, Lund, for working facilities at the Stensoffa Ecological Station. The work was supported by grants from the Swedish Natural Science Research Council and the Nordic Council for Terrestrial Ecology.

Summary

During the occurrence of a peak number of *Apodemus flavicollis* there was a pronounced decrease in the number of *Apodemus sylvaticus* in forest habitats while it remained normal in field habitats. In the autumn population of *A. sylvaticus* there was a low number of subadults and with low body weights, in areas where this species shared habitats with *A. flavicollis.* This evidence of a low and poor summer recruitment was supported by a low population pressure in *A. sylvaticus* during the summer. Distinct borders for the distribution of *A. sylvaticus* further indicated that the presence of *A. flavicollis* affected the number and distribution of *A. sylvaticus.*

It appears that peak crops of beech-mast or acorn are generally followed by large forest populations of *Apodemus* spp., but that *A. flavicollis* will suppress the nextyear increase of *A. sylvaticus* when both are present.

Zusammenfassung

Variabilität in Zahl und Verteilung von Apodemus flavicollis (Melch.) und A. sylvaticus (L.) in Süd-Schweden

Bei hoher Dichte von Gelbhalsmäusen *(Apodemus flavicollis)* nahm die Zahl von Waldmäusen *(Apodemus sylvaticus)* im Waldbiotop ab, wogegen sie im Feldbiotop unverändert blieb. Die Herbstpopulation von Waldmäusen enthielt in Gebieten, in denen auch Gelbhalsmäuse vorkamen, nur wenige und kleinwüchsige Jungtiere. Gleichzeitig war der Populations-

druck von *A. sylvaticus* schwach. All dies spricht für eine nur schwache Vermehrung der Waldmaus im voraufgegangenen Sommer. In einem Fall hoher Dichte von Gelbhalsmäusen im Wald bildete der Waldrand eine scharfe Grenzlinie für das außerhalb des Waldes regelmäßige Auftreten von Waldmäusen. Dies spricht dafür, daß die Gegenwart von Gelbhalsmäusen das Vorkommen von Waldmäusen negativ beeinflußt.

Jahre reicher Eichel- oder Bucheckernmast haben gewöhnlich eine Zunahme von *Apodemus* im Wald zur Folge. Bei Vorkommen beider Arten werden jedoch nur die Gelbhalsmäuse häufiger, wogegen die Waldmäuse zurückgehen.

References

Bobek, B. (1971): Influence of population density upon rodent production in a deciduous forest. Ann. Zool. Fennici **8**, 137—144.

Grodzinski, W.; Gorecki, A.; Janas, K.; Migula, P. (1966): Effect of rodents on the primary productivity of alpine meadows in Bieszczady mountains. Acta theriol. **11**, 419—431.

Hansson, L. (1967): Population densities of small rodents in forest habitats in South Sweden in 1963—66. Acta Univ. Lund. Sect II, 12, 12 pp.

— (1968): Population densities of small mammals in open field habitats in South Sweden in 1964—67. Oikos **19**, 53—60.

— (1971): Small rodent food, feeding and population dynamics. A comparison between granivorous and herbivorous species in Scandinavia. Oikos **22**, 183—198.

Hoffmeyer, I. (1973): Interaction and habitat selection in the mice *Apodemus flavicollis* and *A. sylvaticus.* Oikos **24**, 108—116.

Myllymäki, A.; Paasikallio, A.; Pankakoski, E.; Kanervo, V. (1971): Removal experiments on small quadrats as a means of rapid assessment of the abundance of small mammals. Ann. Zool. Fennici **8**, 177—185.

Sadleir R. M. F. S. (1965): The relationship between agonistic behaviour and population changes in the deermouse, *Peromyscus maniculatus* (Wagner). J. Anim. Ecol. **34**, 331—352.

Simak, M.; Andersson, G. (1971): Kottförekomst och frövärde hos gran och tall insamlingssäsongen 1971—1972. Skogen **58**, 523—525.

Tast, J. (1968): Influence of the root vole, *Microtus oeconomus* (Pallas) upon the habitat selection of the field vole, *Microtus agrestis* (L. von Linné) in northern Finland. Ann Acad. Sci. Fenn. Ser A VI Biol. 136, 1—23.

Watson, A.; Moss, R. (1970): Dominance, spacing behaviour and aggression in relation to population limitation in vertebrates. Brit. Ecol. Soc. Symp. **10**, 167—220.

Authors' addresses: Inge Hoffmeyer, Zoological Laboratory, University of Copenhagen, Copenhagen, Denmark; Lennart Hansson, Institute of Forest Zoology, Skogshögskolan, Stockholm, Sweden

Beobachtungen zur Biologie einiger Gerbillinen, insbesondere *Gerbillus (Dipodillus) dasyurus,* (Myomorpha, Rodentia) in Gefangenschaft

II. Ökologie

Von Ursula Fiedler

Eingang des Ms. 1. 2. 1972

Einleitung

Unter den extremen Lebensbedingungen der Wüste zeigen die meisten dort lebenden Tiere spezielle Anpassungen. Durch Trockenheit und den damit verbundenen Wassermangel kommt es zu einer starken Reduktion der Pflanzenwelt; so weist beispielsweise ein Gebiet von 100 km² in der humiden Region 1000 bis 2000 Pflanzenarten auf, in der Sahara aber nur 150 Arten (Orenda 1958 zit. in Petter 1960). Während das äußerst geringe Nahrungsangebot extreme Ausnützung und Bevorratung bedingt, erfordert die außergewöhnliche klimatische Situation (untertags übermäßige Erhitzung des Bodens, in der Nacht durch rasches Abkühlen und extrem niedere Temperatur) eine zumindest teilweise Verlegung des Lebensraumes unter die Erdoberfläche. So wurden z. B. in Israel während eines Sommertages auf steinigem Boden Temperaturen bis zu 24,8° C (Lufttemperatur 18,5° C) registriert. Die relative Luftfeuchtigkeit während eines Julitages schwankt dort zwischen 30% und 70% (Bodenheimer 1935). Die Niederschlagsmengen sind im Sommer gering, im Winter hingegen relativ hoch und nehmen von Norden nach Westen gegen Süden und Osten hin ab (jährl. Niederschlagsmenge in Ober-Galilaea 1000 mm, im südl. Wadi Araba 25 mm, nach Zahavi und Wahrmann 1957). Dabei verhält sich die Verdunstungsrate verkehrt proportional zur jahreszeitlichen Niederschlagsmenge, d. h. sie erreicht ihren höchsten Wert im Sommer (500 mm) und ist im Winter mit 200 mm am geringsten (Bodenheimer 1935). Ein weiteres wichtiges Problem ist der relativ hohe Salzgehalt der Trockenböden und die Dünenbildung. Unter den Pflanzen finden sich daher entsprechende Anpassungstypen, wie Sukkulenten *(Zygophyllum, Salsola)* oder Xerophyten *(Heliotropium),* von denen nicht wenige zugleich auch Halophyten sind.

In Anpassung an diese Situation zeigen Kleinsäuger Änderungen im Aktivitätsrhythmus sowie eine Umstellung physiologischer Funktionen (Flüssigkeitsabscheidung!), die meist auch eine Veränderung anatomischer Merkmale mit sich bringen. Vor allem sei hier auf das Problem der Stoffwechselreduktion bei kleinen Homöothermen hingewiesen, das Lehmann (1956) ausführlich behandelt.

Aktivität

Starke Temperaturschwankungen bzw. Sonneneinstrahlung (Oberflächentemperatur) beschränken die Aktivität der Tiere auf jene Tageszeiten mit den günstigsten Temperaturverhältnissen. Da jedes Säugetier seine artlich oder rassisch festgelegte Vorzugstemperatur aufsucht, ergeben sich daraus Hinweise auf den bevorzugten Lebensraum

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 24—41
© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

(Herter 1952): sie beträgt bei *D. dasyurus* 27,95° C und *G. pyramidum* 33,35° C, entsprechend ihren Biotopen im Fels bzw. in der sandigen Ebene.

Einige Hinweise darauf, daß Gerbillinen eine Art „Sommerruhe", wie sie viele Wüstenbewohner in den Monaten größter Trockenheit zeigen, einhalten, konnte ich selber nicht mit Sicherheit feststellen, doch hat Petter (1960) Lethargieerscheinungen nach Temperaturstürzen bei Gerbillinen, die er in Europa in Gefangenschaft hielt, beobachtet. Immerhin scheint es aber so etwas wie ein unteres Limit der Aktivität zu geben, denn sobald die Zimmertemperatur unter 19° C sank, verfielen die Tiere alle in eine Art Starre, aus der sie bei Erwärmung innerhalb weniger Minuten wieder erwachten. Daß *Dipodillus* eher an einen kühleren Klimabereich angepaßt ist, möchte ich auch daraus entnehmen, daß die Tiere, die ich im Winter bei einer Zimmertemperatur von durchschnittlich 19° C hielt, nicht nur voll aktiv waren, sondern daß auch die Jugendentwicklung unter diesen Umständen vollständig normal verlief. Es ist aber wohl anzunehmen, daß die Temperatur in den Verstecken etwas höher war als die Zimmertemperatur, da die Tiere sich gegenseitig wärmen konnten. Um den Verlauf der Zucht nicht zu stören, konnte ich dort keine exakten Temperaturmessungen vornehmen.

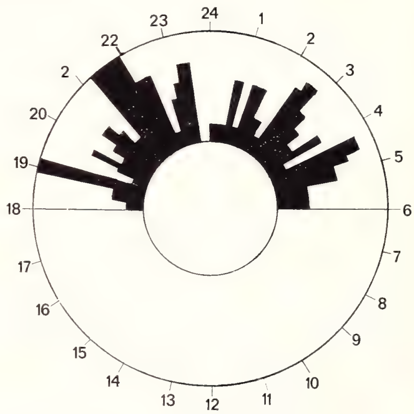


Abb. 1. Aktivität von *Gerbillus (Dipodillus) dasyurus* im Verlauf von 24 Stunden. Beachte die deutlichen Aktivitätsmaxima um 2 und 5 Uhr morgens sowie die Ruhepausen zwischen 23 und 0 Uhr

Wie viele vorwiegend dunkelaktive Tiere nehmen auch Gerbillinen gerne Sonnenbäder, deren Dauer — je nach Art — verschieden lang war. Auch hier zeigten sich sehr deutliche Unterschiede zwischen den mehr tagaktiven *Meriones*-Arten und den dunkelaktiven *Dipodillus dasyurus;* während sich *Meriones* gerne und lange einer Bestrahlung durch starke Lampen aussetzten, wichen *Dipodillus* der Wärme sehr bald aus, suchten Deckung und kamen erst wieder hervor, wenn die Strahlungsquelle ausgeschaltet war.

Meist ruhten die von mir beobachteten Tiere zwar tagsüber, schliefen aber nicht den ganzen Tag. Da sie zwischendurch Scharr- und Grabbewegungen zeigten oder am Nest bauten, möchte ich dieses Verhalten als *Bauaktivität* bezeichnen. Zwischen 12 und 13 Uhr schliefen aber alle Tiere. *D. dasyurus* und *G. pyramidum* zeigten im Durchschnitt 13 bis 14 Stunden Tagesruhe und ungefähr 8 Stunden Dunkelaktivität. Das erste Maximum lag bei *Dipodillus* 1$^1/_2$ Stunden nach dem Erwachen; vor Mitternacht (23 bis 24 Uhr) war ein zweites Maximum feststellbar. Hingegen scheint das Hauptmaximum der dritte Spitzenwert darzustellen, der gegen 3 Uhr morgens erreicht wird und erst knapp mit der Morgendämmerung endet. In diesem Zeitraum fanden auch die meisten Kopulae statt. Ende und Beginn der nächtlichen Aktivitätsperiode setzten schlagartig ein (Abb. 1). Auch Störungsversuche durch Helligkeitsverminderung unter Tags oder intensive Beleuchtung während der Aktivitätszeit

unterbrechen diesen Rhythmus nicht und schränken ihn auch nicht ein. Im Sinne von Aschoff's Untersuchungen könnte man das Aktivitätsmuster von *Dipodillus* als Mischbigeminus bezeichnen, wobei hier aber — im Gegensatz zu jenem des Goldhamsters — die Spitzenwerte alle in die Dunkelperiode und damit in die Hauptaktivitätszeit fallen. *Meriones vinogradovi* konnte ich zum Unterschied von den Klein-Gerbillinen auch tagsüber außerhalb des Versteckes aktiv sehen; ihre Hauptaktivitätszeit begann aber — wie jene von *Dipodillus* — mit der Abenddämmerung.

In der nachstehenden Tabelle sind jene Gerbillinenarten angeführt, über deren Aktivität bereits Beobachtungen bzw. Untersuchungen vorliegen.

Tabelle 1

Art	Aktivität	Beobachter
Rhombomys opimus	tagaktiv	Heptner 1956
Psammomys obesus	tagaktiv	Petter 1961
Meriones libycus	teilw. tagaktiv	Petter 1961
Meriones vinogradovi	teilw. tagaktiv	Petter 1961/ Fiedler 1966
Meriones crassus	dunkelaktiv	Petter 1961
Meriones tamariscinus	dunkelaktiv	Petter 1961
Gerbillus pyramidum	dunkelaktiv	Petter 1961/ Fiedler 1966
Gerbillus (Dipodillus) dasyurus	dunkelaktiv	Fiedler 1966

Ernährung

Nach Petter neigen alle Gerbillinen zu omnivorer Ernährung. Die Bevorratung richtet sich nach den Vegetationszyklen. Dementsprechend unterscheidet der Autor die drei folgenden Gruppen:

Herbivore, wie *Psammomys obesus, Pachyuromys duprasi.* Die ballaststoffreiche aber sehr nährstoffarme Kost wird aufs äußerste ausgenützt. Die Tiere ernähren sich vorwiegend von Chenopodiaceen; *Pachyuromys* scheint aber so sehr auf diese Mangelernährung eingestellt zu sein, daß die Tiere bei nährstoffreicherer Fütterung an Diabetes erkranken können (Mendelssohn mündl. Mitt.). Bei den *Granivoren (Meriones shawi, M. tristrami, M. vinogradovi, M. persicus, Tatera indica)* besteht die Hauptnahrung neben Chenopodiaceen vorwiegend aus Leguminosen, Caryophyllaceen und Kompositen. Mitunter finden sie in der dichteren Vegetation der Halbwüsten und Steppen ihres Verbreitungsgebietes auch Früchte.

Omnivor innerhalb dieser Unterfamilie scheinen jene Formen zu sein, die vorwiegend in extrem trockenen Biotopen vorkommen. Wie schon erwähnt, ernähren sich *D. dasyurus* (siehe auch Buxton 1955; Heinz und Netter 1954) vorwiegend von Insekten und Schnecken. Ähnlich dürfte sich auch der im reinen Felsenbiotop lebende *Sekeetamys caulurus* ernähren.

Die Zusammensetzung einer der Futterpflanzen der Gerbillinen *(Traganum nudatum)* zeigt, daß diese einen hohen Wassergehalt (zwischen 77,6 %—89 %) aufweist, viel Kalzium, geringe Phosphormengen, verhältnismäßig viel Proteine sowie viel Vitamin B_{12} enthält. Da der tägliche Nahrungsbedarf viel geringer ist als die täglich eingetragene Futtermenge, findet man in den Bauten sämtlicher Gerbillinen große Futtervorräte aus Samen, Fruchtständen und Blättern, die sie auch in Gefangenschaft eintragen.

Versuchsweise Fütterung von Halophyten *(Salicornia, Sueda, Atriplex, Artemisia)* aus dem Seewinkel (Neusiedler-See, Burgenland) wurde von allen Tieren, insbesondere aber von *Dipodillus* gerne gefressen. Da sich gerade Gerbillinen bis auf wenige Ausnahmen auf Mischfutter umstellen lassen, ist es ohne weiteres möglich, *Dipodillus* auch längere Zeit ohne tierische Nahrung zu halten; dies ist aber sicher nur ein Beweis der Anpassungsfähigkeit und Genügsamkeit dieser Art in bezug auf Ernährung.

Wasserhaushalt

In Anpassung an die Trockenheit des Biotopes sind Wüstentiere vielfach gezwungen, die sukkulenten Blätter von Pflanzen, die bis zu 89 % freies Wasser enthalten können, für die Deckung ihres Flüssigkeitsbedarfes heranzuziehen. Einen nicht unerheblichen Teil ihres Wasserbedarfes decken die Tiere durch die Gewinnung von Oxydationswasser bei der Verbrennung von Kohlehydraten und Fett zu Wasser und CO_2 einerseits, andererseits durch die Rückresorption von Flüssigkeit aus dem Harn.

Die meisten Gerbillinen haben Fettdepots unter der Haut zwischen den Schulterblättern und am Bauch, die anscheinend hormonell bedingt, zweimal im Jahr abgebaut werden. *Meriones crassus* bekommen dann nach diesem plötzlichen Abmagern ein struppiges Fell und sehen Siebenschläfern in der ersten Zeit nach dem Winterschlaf ziemlich ähnlich (HERTER 1956). Diese Vorgänge bleiben von der gebotenen Futtermenge weitgehend unbeeinflußt und sind im Frühjahr und Herbst zu beobachten.

Die Aufnahme von freiem Wasser in Form von Tau macht nur den geringsten Teil des Wasserbedarfes aus, wie auch Versuche in Gefangenschaft zeigten (Abb. 2). Dementsprechend ist auch ihr Verhalten größeren Wassermengen gegenüber dahingehend modifiziert, daß sie Wassergefäße, die man ins Terrarium stellt, zuschütten, aber nur in seltenen Fällen es lernen, aus einem Löffel oder einem kleinen Schälchen Wasser zu lecken.

Bemerkenswert ist, daß *Dipodillus dasyurus* wohl infolge eines gewissen Ionenmangels (bedingt durch einseitige Ernährung) Steinsalz lecken. Dabei scheint es sich um angeborenes Verhalten zu handeln, denn ich konnte beobachten, daß junge *Dipodillus*, denen ich noch keine Salzlecke im Käfig eingerichtet hatte, Steine und Felsen beknabberten und beleckten, obwohl ich zuvor reichlich Süßwasser aufgesprüht hatte, das die Tiere schon aufgeleckt hatten. Doch konnte ich aber sowohl *Dipodillus* als auch *Meriones* — die kein derartiges Bedürfnis nach Salz zeigten — unter Umständen monatelang ohne zusätzliches Aufsprühen von Trinkwasser halten, wenn genügend Körner und saftige Pflanzenkost vorhanden waren. Dies bestätigten auch die Untersuchungen von STALMAKOVA (1960), die trotz einseitiger Körnerernährung bei ihren Tieren *(Rhombomys opimus* und *Meriones erythrourus)* sogar eine Gewichtszunahme feststellte, da die Tiere dann ihren Wasserbedarf allein durch die Gewinnung von Oxydationswasser aus dem Fettabbau decken. Zu ähnlichen Ergebnissen kommt auch PETTER (1960) bei Versuchen mit *Psammomys obesus.*



Abb. 2. Gerbillus (Dipodillus) dasyurus, Wassertropfen leckend

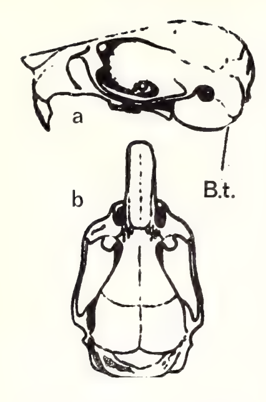


Abb. 3a und b. Deutliche Vergrößerung der Bullae tympani (B. t.) bei Gerbillinen. a: *Gerbillus (Dipodillus) dasyurus mesopotamiae* (nach HARRISON 1956); b: Aufsicht auf den Schädel

Besondere Körpermerkmale

Von jenen Körpermerkmalen, die laut EISENBERG (1963) für eine Entwicklungstendenz im Hinblick auf die Anpassung an das Leben in Trockengebieten anzusehen sind, zeigen Gerbillinen die Tendenz zur Verkürzung der Vorderextremitäten, zur Verlängerung des Hinterfußes im Verhältnis zur Kopf-Rumpflänge und die Modifikation des Schwanzes zu einem Stütz- und Balanceorgan sowie Vergrößerung der Augen und der Bullae tympani *(M. tristrami)* (Abb. 3, 4a). Wie man dem Werk von TULLBERG (1899) entnehmen kann, zeigt der Darmtrakt bei Gerbillinen große Ähnlichkeit mit jenem der Hamster. Bei *Dipodillus* mündet ein langer dünder Oesophagus in einen Magen, der zwei Abschnitte erkennen läßt: im vorderen Abschnitt ist er mit einer dünnen Sekretschicht ausgekleidet, der nachfolgende Teil dürfte sehr drüsenreich sein (ŠEBEK 1960). Im Gegensatz zu *Psammomys obesus* ist der kurze Darm von *Dipodillus* nicht mit Blindsäcken ausgestattet (TULLBERG 1899).

Da der Bau der Nieren – zumindest nach vorläufigen makroanatomischen Untersuchungen (Abb. 14a) – im Prinzip jenem von *Citellus leucurus* zu gleichen scheint, liegt der Schluß nahe, daß bei den sehr ähnlichen Umweltbedingungen, unter denen beide leben, auch gleiche physiologische

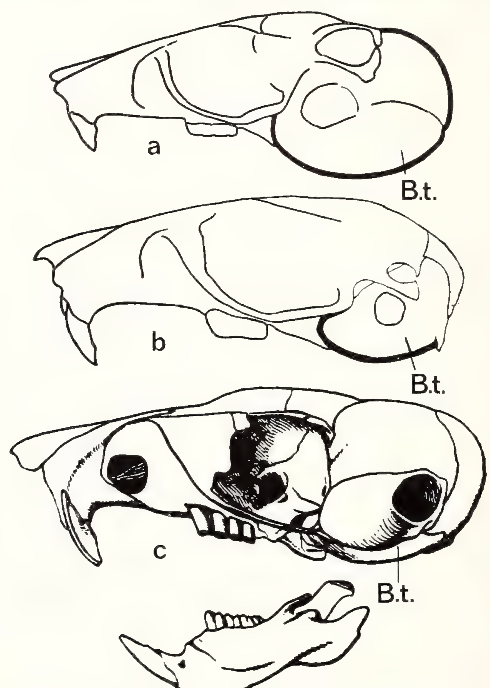


Abb. 4a–c. Vergleicht man die Schädelformen alt- und neuweltlicher Wüstennager, so fällt auf, daß beide Gruppen Formen entwickelt haben, die vergrößerte Bullae tympani (B. t.) zeigen. Diese sind bei *Meriones tristrami* (a) besonders auffällig, bei *Pachyuromys duprasi* (b) etwas schwächer ausgebildet; das gleiche Phänomen zeigen auch (c) *Heteromyiden* wie z. B. *Dipodomys merriami melanurus* (a und b aus PETTER 1961; c nach ELLERMAN aus GRASSÉ 1957)

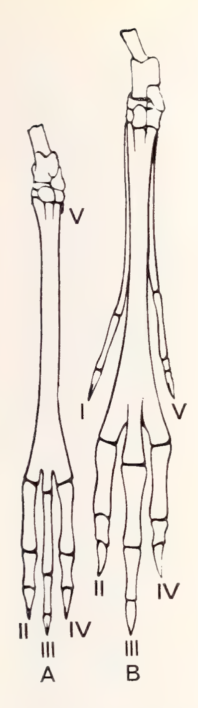


Abb. 5 (links). Tendenz zur Verlängerung der Metatarsalia der hinteren Extremitäten bei Dipodiden (aus GRASSÉ 1957), verbunden mit teilweiser Reduktion der Zehen

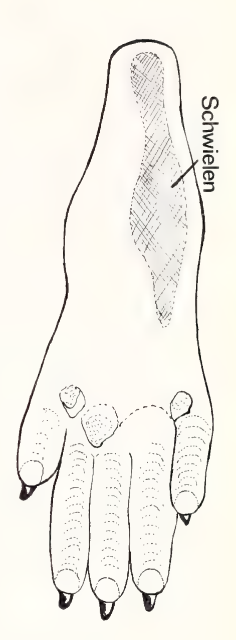


Abb. 6 (rechts). Ähnliche Tendenz bei Gerbillinen *(M. vinogradovi).* Hier ist die Verlängerung der Metatarsalia ebenfalls festzustellen, allerdings ohne Reduktion der Zehen. Dafür ist der im metatarsalen Bereich gelegene nackte Hautbereich bemerkenswert, unter dem sich ein Schwielenpolster befindet. (Zeichnung nach eigenem Präparat)

Mechanismen angenommen werden müssen. Vor allem fällt auf, daß die bei *Dipodillus* aus dem Nierenbecken eine lange Papille in den Harnleiter erstreckt (siehe auch Diskussion).

Gerbillinen zeigen auch verschiedene Anpassungstendenzen in bezug auf die Extremitäten. Während bei *Meriones* an den Hinterbeinen eine Verlängerung der Metatarsalia festzustellen ist (Abb. 5), die Zehen aber parallel und gerade stehen, zeigen *Dipodillus* als Felsenbewohner neben der noch auffälligeren Verlängerung der Mittelfußknochen eine verhältnismäßig große Beweglichkeit der Außenzehen, wodurch sie sich beim Klettern gut verspreizen können und selbst noch auf winzigen Felsvorsprüngen Halt finden. Obwohl Klettern bei *Dipodillus* eine angeborene Instinkthandlung ist, scheint doch der Schwanz in diesen Funktionskreis nicht mehr einbezogen zu sein. Er ist Balance- und Steuerorgan bei bipeder Fortbewegung und *Dipodillus* verwenden ihn daher auch beim Klettern nur in dieser Funktion. Wenn meine Tiere am Gitter des Käfigdeckels kopfüberhängend kletterten, preßten sie in dieser Lage den Schwanz henkelförmig gegen den Untergrund, also entgegen der Schwerkraft. Wie schon beim Kapitel Systematik erwähnt, bestehen in der Behaarung der Hautpartien auf den Fußsohlen artspezifische Unterschiede. Diese sind bei *Dipodillus* vollständig nackt und weisen zahlreiche Papillen auf, die sicher eine Hilfe beim Klettern darstellen; bei den meisten *Gerbillus-* und *Meriones-*Arten sind die gleichen Partien teilweise oder vollständig behaart (Abb. 6).

Als größtenteils subterran lebende Formen sind bei Gerbillinen Mund-, Nasen-, Augen- und Ohröffnungen gut verschließbar. Außerdem können die Tiere die Mundhöhle mit den Lippen sowohl vor als auch hinter den Incisiven verschließen. Die Nasenhaut kann mit Hilfe von Muskelzügen so über die Nasenöffnung gezogen werden, daß die Nasengänge von eindringendem Erdreich geschützt werden. Die Sklera der Augen ist gegen haftenbleibende Substratpartikel weitgehend unempfindlich, wie dies von vielen geophilen Nagern bekannt ist (FESTETICS 1965). Auch der Verschluß der Ohrmuscheln ist dieser Lebensweise angepaßt. Sie zeigen bei *Meriones vinogradovi*

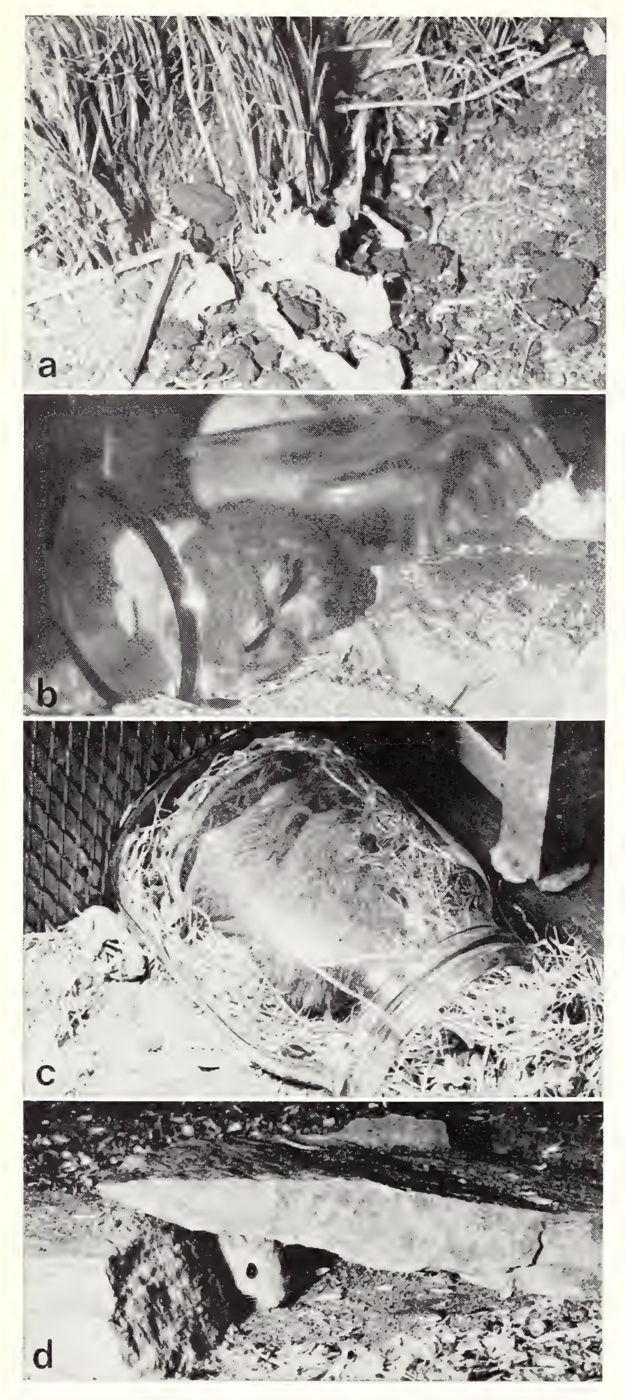


Abb. 7 a—d. Gerbillus (Dipodillus) dasyurus. Oberirdisches Versteck in einem Schilfbüschel (a); durchsichtiges Glas als Zufluchtsort (b); dessen Verwendung als *Nest* im Käfig (c); Versteck unter Felsplatten (d)

an der Außenseite einen kurzhaarigen Fellstreifen und sind am Rande mit feinen Haaren besetzt. Die Ohren können tütenförmig zusammengeklappt und anschließend eingerollt werden und damit den äußeren Gehörgang vollständig verschließen. *Dipodillus* hingegen können zwar auch die Ohrmuscheln in der beschriebenen Weise einrollen, es fehlt ihnen aber der Fellstreifen wie bei *Meriones vinogradovi.*

Bau und Territorium

Auch die Gerbillinen zeigen offensichtlich eine starre psychische Bindung an einen bestimmten Geländetypus (Hediger 1954; Petter 1960; Zahavi und Wahrmann 1957). So bevorzugen *Meriones* mehr oder weniger kompakten Untergrund, wie Steppenböden und Halbwüsten, kleine Gerbillinen hingegen meist sandiges Terrain, *Gerbillus campestris* und *Dipodillus dasyurus* graben ihre Bauten zwischen Steinen. In Israel findet man sie sowohl im Negev, als auch in Gebirgen bis über 2000 Meter (Sinai), wo sie zusammen mit *Acomys cahirinus* vorkommen (Nevo litt.). Als geophile Säugetiere legen die Gerbillinen ihre Bauten im Hinblick auf eine doppelte Funktion an: Als Grab- und Nestbauten, wobei die Nester innerhalb der Bauten sowohl Brut- als auch Schlafnester sind. Bei manchen *Meriones*arten werden allerdings auch getrennte Brut- und Schlafnester angelegt. Durch die klimatischen

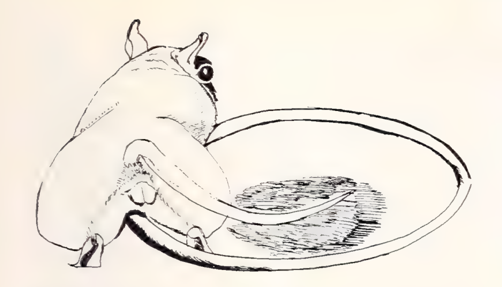
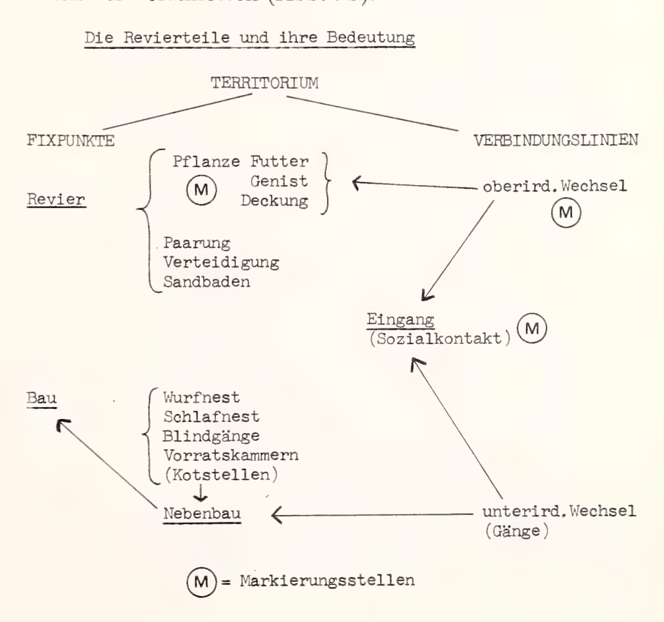


Abb. 8. Zeigt die typische Stellung eines Gerbillinen *(Meriones crassus* ♂) beim Markieren eines Objektes (Futterschüssel). Dabei wird das Drüsenfeld eng an die zu markierende Unterlage gepreßt und das Sekret beim langsamen Vorwärtsgehen darauf verstrichen. (Zeichnung nach eigenem Photo)

Verhältnisse bedingt, erfüllt der Bau aber auch viele Funktionen des Reviers. Seine Anlage erfolgt gleichzeitig mit der Reviergründung, wenn die Jungtiere das elterliche Revier verlassen und sich ein neues schaffen (Shillito 1962). Zunächst veranlassen Fluchtversuche (Sich-Drücken) und Spaltenappetenz (Thigmotaxis) die Jungen, Verstecke aufzusuchen oder fremde, verlassene Bauten, wie dies Petter (1960) bei Jungtieren von *Meriones crassus* beobachtet hat. In Gefangenschaft aufgezogene *Dipodillus-* und *Meriones*-Junge zeigten daher auch mit eintretender Geschlechtsreife eine Vorliebe dafür, an Felskanten, in Terrariumecken oder in Unterschlupfen stereotyp zu graben. Bei der Anlage des Baues wird zuerst eine einfache Röhre, an deren Ende sich eine blindsackartige Erweiterung befindet, angelegt (Abb. 11a). Dies entspricht dem einfachen Typus eines Gerbillinenbaues, der dann je nach Art verschiedenartig in typischer Weise ausgestaltet wird. Meist werden dann weitere Blindgänge in das Substrat vorgetrieben oder Vorratskammern bzw. Nestkammern angelegt. Die Gänge selbst verlaufen anfangs knapp unter der Oberfläche und führen dann in einem schräg abwärts gerichteten Gang zur Nestkammer, die bei den meisten Arten in 20 bis 70 cm Tiefe zu finden ist (Petter 1960). Um sich gegen plötzliche Klimaveränderungen zu schützen, verstopfen Gerbillinen die Eingänge zu ihren Bauten mit altem Nist- und Substratmaterial. Dieses angeborene Verhalten konnte ich auch in Gefangenschaft immer wieder beobachten, wenn, durch einen plötzlichen Temperatursturz ausgelöst, z. B. *Dipodillus dasyurus,* wie auch *Gerbillus pyramidum* ihre Wohngläser in den Terrarien auf diese Art von innen her verschlossen (Abb. 7b).

An der Oberfläche stellen Vegetationsbüschel nicht nur orientierungsmäßige Fixpunkte für den Bau dar (Abb. 7a), sondern dienen auch als Futterquelle und mit ihren trockenen oder abgestorbenen Teilen als Lieferanten für Nistmaterial (Buxton 1955).



Petter stellt in seiner umfassenden ökologischen Arbeit eine vorläufige Ordnung folgender Bautypen auf (Abb. 11): Der einfachste Typus ist der *Flachbau,* der im wesentlichen dem oben beschriebenen, angeborenen Schema entspricht. Am

einfachsten in Anlage und Ausgestaltung bleiben diese Bauten vorzugsweise bei solitär lebenden *Gerbillus*arten *(Gerbillus campestris, G. gerbillus, G. g. cheesmani* und *G. pyramidum).*

Bei *Dipodillus dasyurus* und vermutlich auch bei *Sekeetamys caulurus* kann man von *mit Felshöhlen kombinierten Flachbauten* sprechen.

Nach Kirchshofer (1957) legt *Gerbillus nanus garamantis* neben Flachbauten noch *Dünenbauten* in zwei Etagen an, die im einfachsten Falle 1 bis 2 Galerien in den horizontal verlaufenen Etagengängen aufweisen. In der Tiefe befinden sich eine Nestkammer und ein blinder Gang, der knapp unter der Oberfläche endet und als Fluchtröhre oder Vorratsspeicher verwendet wird.

Rundbauten, wie sie *Psammomys obesus* und auch *Rhombomys opimus* anlegen, scheinen eine Erweiterung des Dünenbaues darzustellen.

Bei *Meriones-* und *Tatera-*Arten sind die Bauten komplizierter gestaltet. Durch die Tendenz dieser Arten, in Sippen- bzw. Familienkolonien zu leben, entstehen meist größere Gebilde, die durch Verschmelzung benachbarter Bauten entstehen können *(M. crassus, M. libycus, Rhombomys opimus).* Manche Arten wie *M. vinogradovi* legen auch in einiger Entfernung von der Hauptkolonie Nebenbauten an, die nach und nach durch Verbindungsgänge in das Hauptsystem einbezogen werden können. Diese Nebenbauten sind meistens nur ganz einfach angelegt und dienen den Koloniegliedern wahrscheinlich als zusätzliche Verstecke während ihrer Aktivitätszeit. Das Hauptsystem weist zahlreiche parallel laufende, gewundene Gänge auf, die teils in Blindschläuche und Vorratskammern münden, teils durch Vertikalschächte die Galerien verschiedener Etagen verbinden. Während solch komplizierte Bauten bei *Psammomys obesus* im Prinzip erweiterte Rund- bzw. Dünenbauten sind, haben die meisten *Meriones-*Arten ihre Bausysteme als erweiterte einfache Flachbauten angelegt.

Paßt sich der Bau und seine Ausgestaltung den ökologischen Verhältnissen an, so sind es vor allem ethologische Bedingungen, die ihm Heimcharakter verleihen. Sie gewähren in erster Linie *Sichtschutz* als Zuflucht und Versteck; Gänge und Blindschläuche ermöglichen das Ausweichen vor dem Verfolger und haben zugleich die Bedeutung *unterirdischer* Wechsel bei sozial lebenden Arten; Nebenkammern oder Nebenbauten sind als *Ausweichquartiere* anzusehen. *Vorratskammern* ermöglichen eine weitgehende Unabhängigkeit von den Futterstellen und sind zugleich selbst als solche anzusehen. Dabei ist das *Nest* unter allen Umständen der Ort größter Sicherheit und zugleich das Heim erster Ordnung. Bemerkenswerterweise zeigen Gerbillinen hier ein Verhalten, das auf eine Vernachlässigung des Sichtschutzes an einem solchen Ort optimaler Geborgenheit schließen läßt. Versuchsweise bot ich meinen Tieren *(Meriones-*Arten, *Dipodillus)* neben verschiedenen anderen Möglichkeiten auch vollkommen durchsichtige Marmeladegläser als Versteck an. Viele von ihnen bevorzugten trotz ihrer Lichtdurchlässigkeit die Glasverstecke, vermutlich weil ihnen der körperliche Kontakt mit einer festen glatten Wandung genügend Sicherheit in einer an und für sich ungefährdeten Situation bot. Auf den Aktivitätsrhythmus hatten diese ungewöhnlichen „Nisthöhlen" keinen Einfluß. Bei der Wahlmöglichkeit zwischen solchen lichtdurchlässigen und dunklen Verstecken war für die Wahl des Ortes nicht dessen Lichtschutz maßgebend, sondern ausschließlich die besseren thigmotaktischen Verhältnisse. Daher möchte ich annehmen, daß — da *Meriones vinogradovi* z. B. in solchen Gläsern sogar ihre Jungen aufzogen — diese Tiere sich im gesicherten Bau (hier mit dem Terrarium gleichzusetzen) bei der Wahl einer Nistkammer ausschließlich von taktilen Reizen leiten lassen (Abb. 7b).

Von den Eingangslöchern führen *oberirdische Wechsel* zu bestimmten Verbindungspunkten, den Standorten von Pflanzen, die auch markiert werden (Petter 1960). Die Tendenz, bestimmte Wechsel einzuhalten, zeigten Gerbillinen auch im Terrarium. Dabei wurden exponierte Fixpunkte (Felsplatten, Eingänge zu Verstecken, Futterschüs-

seln — Abb. 7d) vom Revierbesitzer immer wieder markiert, bis sich an diesen Stellen dunkle Sekretkrusten abgelagert hatten (Abb. 8). Da der Duft des eingetrockneten Sekretes noch monatelang z. B. auf *Meriones*-Männchen erregend wirkte und diese ihrerseits wieder zum Markieren veranlaßte, dürfte es sich wohl um eine Dauerwirkung handeln. Bei stark solitär lebenden Formen, wie *Dipodillus dasyurus,* ist die starke Untergliederung des Geheges besonders wichtig. Es muß möglichst viele Verstecke bieten, die es den anfangs einander fremden Tieren erleichtern, sich zuerst geruchlich aneinander zu gewöhnen, ehe sie sich aus ihrer Deckung hervorwagen, um nach und nach zuerst in Sichtkontakt und später in körperliche Berührung zu kommen. Ist das nicht der Fall — haben beide Tiere also so gut wie keine Rückzugsmöglichkeit — dann kommt es innerhalb kürzester Zeit — auch während der Fortpflanzungsperiode — zu heftigen Beißkämpfen; ist aber genügend Rückzugsgelände mit Sichtschutz vorhanden, dann kann man Pärchen auch für längere Zeit zusammengewöhnen. Dies entspricht dem von Hediger (1949) entdeckten Prinzip, daß Raumqualität vor Raumquantität geht.



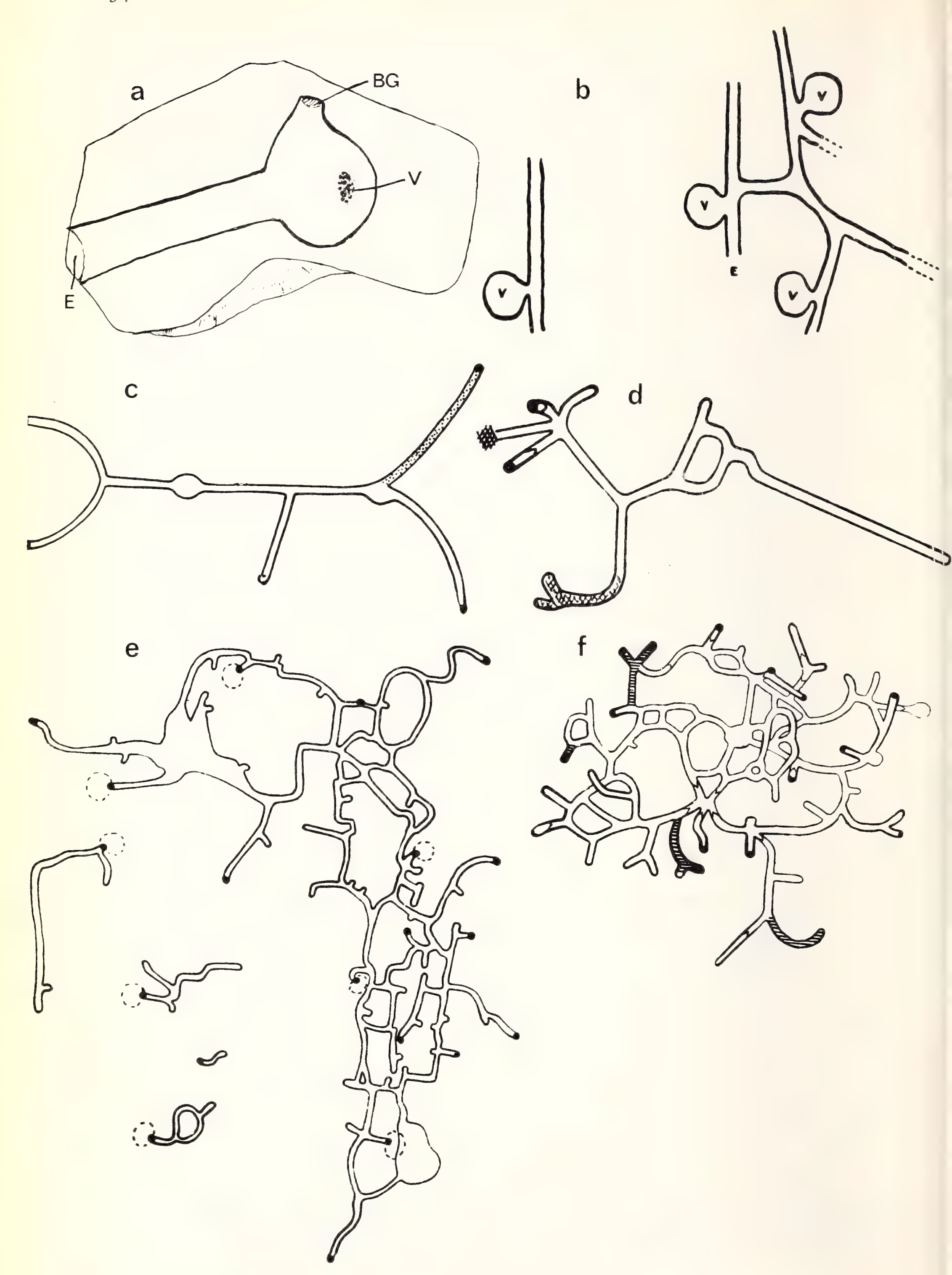
Abb. 9. Habitus von *Dipodomys spectabilis*

Ursprünglicherweise dürften dem oberirdischen Territoriumsanteil neben Futterbeschaffung Revierkämpfe, Balz- und Paarungsverhalten vorbehalten bleiben. Auch in Gefangenschaft sah ich Gerbillinen nie in ihren Nestern miteinander kämpfen oder kopulieren. Es wäre aber durchaus möglich, daß bei den sozial lebenden Arten sich ein großer Teil ihres Zusammenlebens unterirdisch abspielt.

So weisen Bau und Territorium der Gerbillinen alle wesentlichen Merkmale eines Säugetierterritoriums auf: *Fixpunkte,* wie Heim- und Freßstellen, sowie unter- und oberirdische *Wechsel* als Verbindungslinien.



Abb. 10. Karte mit eingezeichneten Verbreitungsgebieten zweier konvergenter Nagetierformen aus Trockengebieten (nach Angaben aus Ellerman und Morrison-Scott 1950; Petter 1962; Eisenberg 1963 u. a.). Schraffur = Verbreitung der altweltlichen Gerbillinen; schwarze Fläche = Verbreitung aller neuweltlichen Heteromyiden


a
BG
V
E
b
V
V
V
V
E
c
d
e
f

Diskussion der Konvergenzerscheinungen bei Nagetieren nordamerikanischer und eurasiatischer Trockengebiete

Innerhalb der Ordnung der Nagetiere haben verschiedene Familien Formen ausgebildet, die an das Leben in trockenen Gebieten angepaßt sind, wie die verschiedenen Vertreter der Sciuridae, Muridae, Cricetidae und Microtidae; Dipodidae (Abb. 9), Heteromydae, Pedetidae und Ctenodactylidae sind Formen, die überwiegend oder fast ausschließlich in ariden Gebieten vorkommen. Bis zu welchem Ausmaße Anpassungserscheinungen ausgebildet worden sind, läßt sich hier vielleicht am besten durch den Vergleich zwischen Gerbillinen und Heteromyiden zeigen, zwei Unterfamilien, die weder ökologisch miteinander konkurrieren, noch unmittelbar miteinander verwandt sind. Heteromyiden gehören zur Unterordnung der Sciuromorpha und sind ausschließlich auf Nordamerika beschränkt, Gerbillinen zur Unterordnung der Myomorpha und finden sich nur in Afrika und Eurasien. Beide sind in ihrer Verbreitung fast ausschließlich auf Trockengebiete beschränkt und besetzten in ähnlicher Art und Weise die ökologischen Nischen ihrer Verbreitungsgebiete (Abb. 10). Laut Eisenberg (1963) sind bei den Kängeruhratten und ihren unmittelbaren Verwandten nur zwei

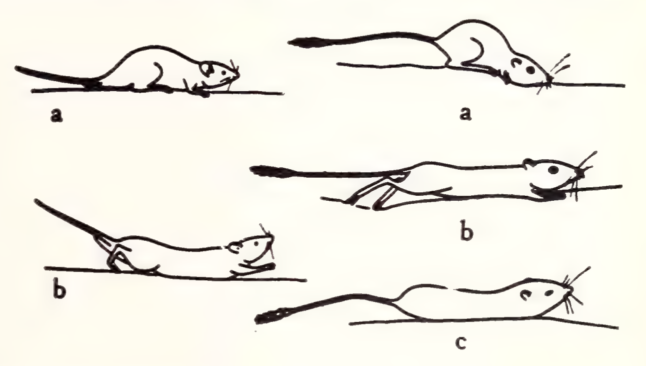


Abb. 12 a—c. Zeigt das *sandbathing behaviour* bei Heteromyiden, eine dem Markieren der Gerbillinen analoge Verhaltensweise. Die zu markierende Stelle wird hier mit dem zwischen den Schultern liegenden Drüsenfeld markiert (nach Eisenberg 1963)

Formen zu finden, nämlich *Heteromys* und *Liomys,* die noch in feuchten Zonen der montanen Regenwälder in den südlichen Teilen Nordamerikas bzw. in den feuchten Bereichen der Küstengebiete Mexikos vorkommen. Der Großteil der Arten hat sich mit zunehmender Austrocknung weiter Gebiete Nordamerikas während des Pliozäns an das Leben in trockenen Räumen angepaßt. Bei den Gerbillinen läßt sich — auch unter Berücksichtigung paläontologischer Daten — eine ähnliche Entwicklung nicht mit Sicherheit nachweisen. Im paläarktischen Bereich entsprechen die Entwicklungen in Richtung auf Trockenanpassung bei den Dipodoidea — von denen *Alactaga* beispielsweise auch noch in feuchten Regionen zu finden ist — einer ähnlichen Entwicklungsrichtung wie bei den Känguruhratten. Ebenso scheint dies bei den Muriden Australiens der Fall zu sein (Walker 1964).

Von den anatomischen Merkmalen erwähnt Eisenberg als hervorstechendstes Kennzeichen die Tendenz zur Ausbildung bipeder Formen. Ähnlich wie bei den Heteromyiden konnte auch Ognev (1959) eine allmähliche Reduktion der lateralen

Abb. 11 a–f (s. S. 34). Die Bauanlagen der Gerbillinen spiegeln deren Sozialverhalten wider. Einfache Bauten bei solitär lebenden Formen und komplexe Gebilde (Gemeinschaftsbauten) bei den sozial lebenden Formen. a: Bau von *Gerbillus (Dipodillus) dasyurus* (Photo nach eigener Zeichnung); b: Bau von *Gerbillus nanus* (aus Kirchshofer 1956); c: Bau von *Gerbillus g. cheesmani* (aus Petter 1961); d: Bau von *Gerbillus pyramidum* (aus Petter 1961); e: Bau von *Meriones vinogradovi* (aus Petter 1961, verändert); f: Bau von *Meriones crassus* (aus Petter 1961, verändert); E = Eingang; BG = Blindgang; V = Vorratsteil

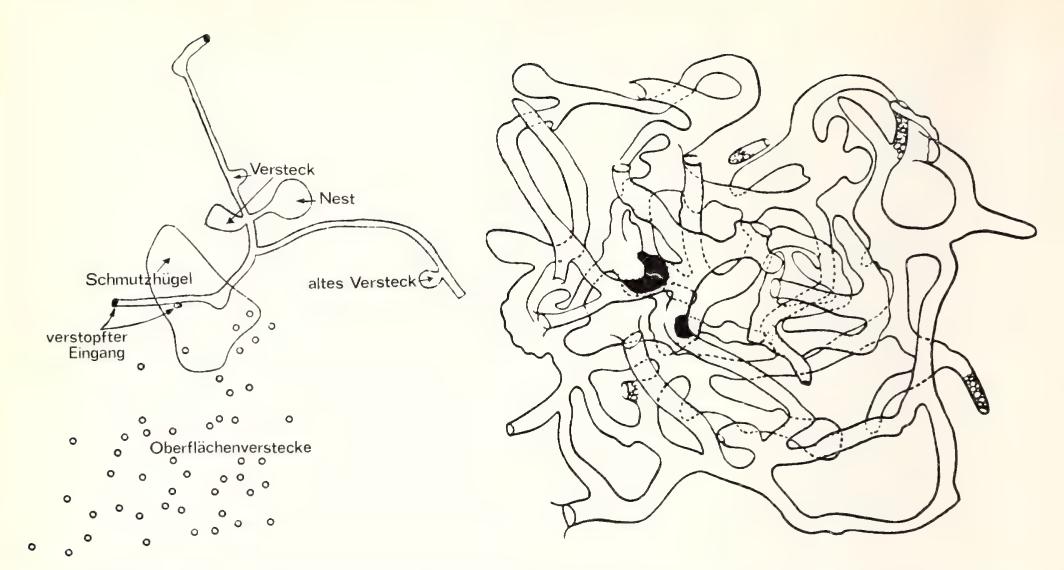


Abb. 13 a und b. Auch die Heteromyiden zeigen ähnliche Tendenzen bei der Ausgestaltung ihrer Bauten wie die Gerbillinen. a (links): Bau der Santa-Cruz-Kängeruh-Ratte (aus EISENBERG 1963); b (rechts): Bau von *Dipodomys merriami melanurus* (aus GRASSÉ 1957)

Zehen bei gleichzeitiger Verschmelzung der Metatarsalia innerhalb der Gruppe der Dipodiden feststellen (Abb. 6). Die Behaarung der Fußsohlen dient als Gleitschutz, wie sie in extremer Ausbildung dann auch Ctenodactyliden und Pedetiden zeigen. Bei den Gerbillinen wurde die unterschiedliche Behaarung bzw. das völlige Fehlen einer solchen bei *Dipodillus* und *Sekeetamys* bereits eingehend diskutiert; diese fehlt bei *Tatera* und *Taterillus* und wird bei *Dipodillus* auch während der Jugendentwicklung nicht angelegt. Daß diese Entwicklung mit der Lebensweise eng zusammenhängt, steht außer Zweifel, da die nackten und papillenreichen Fußsohlen auf glatter Unterlage, wie z. B. auf Felsen, leichter Halt finden, im Gegensatz zur Gleitschutzfunktion, die die Fußsohlenbehaarung zweifellos bei vorwiegend auf Sand lebenden Formen hat. Reduktion der Vorderbeine, die bei Dipodomyiden sichtlich weiter fortgeschritten ist als bei Gerbillinen, und die Verwendung des Schwanzes als Steuer- und Balanceorgan sind weitere Kennzeichen einer solchen Anpassung. Bei Dipodiden und Dipodomyiden kann man außerdem noch die Verschmelzung der Halswirbel nachweisen. Besondere abdichtende Verschlußmechanismen für die Sinnesorgane im Kopfbereich sind allgemein als Schutz gegen feine Substratpartikel zu werten, andererseits und im besonderen als Anpassung an die geophile Lebensweise zu verstehen, wie sie in extremer Ausbildung dann bei vollständig subterran lebenden Formen, wie z. B. *Spalax leucodon* (den Lippenverschluß hinter den Incisiven) und in extremster

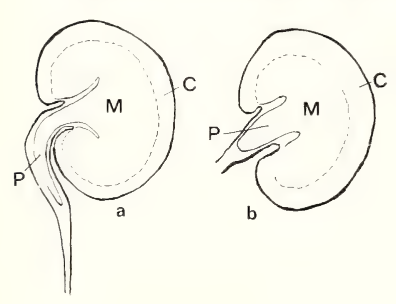


Abb. 14 a und b: Als physiologische Anpassungserscheinung kann man die besondere Ausbildung der Papille des Nierenbeckens ansehen, die sich bei Nagetieren, die unter extrem trockenen Bedingungen leben, findet. a zeigt diese Erscheinung bei *Dipodillus dasyurus,* b beim nordamerikanischen *Citellus leucurus* (nach MACMILLEN 1956). Auch hier dürfte es sich um eine Konvergenzerscheinung handeln, wie sie bei Nagetieren extremer Trockengebiete auch in anderen Bereichen zu finden ist. P = Papille; M = Medulla; C = Cortex

Form bei den Bathyergiden (Bildung einer „sekundären Oberlippe" als Nasen-Mundverschluß) zu finden sind.

Die Besetzung ökologischer Nischen durch die einzelnen Arten zeigt eine verblüffende Parallele zwischen Heteromyiden und Gerbillinen. Es finden sich bei beiden sowohl euryöke als auch mehr oder weniger spezialisierte Formen, die vom tropischen Regenwald *(Heteromys, Liomys)* über offenes Grasland bzw. Steppe *(Perognathus)* in Gebiete mit schütterer Vegetation (*Microdipodops*, viele *Meriones*-Arten, *Rhombomys)* bis zur Anpassung an Wüstengebiete *(Dipodomys, Gerbillus*-Arten, *Psammomys, Pachyuromys, Tatera* und *Taterillus*) reichen. Sandig-steinige Areale haben Heteromyiden nicht besiedelt; diesen Lebensraum haben sich anscheinend nur Gerbillinen (*Gerbillus campestris, Dipodillus dasyurus* und *Sekeetamys caulurus*) erobert.

Physiologische Anpassungserscheinungen, wie Anlage von Fettdepots, zeigen bei den Heteromyiden unter anderem *Microdipodops* im Schwanz, bei den Dipodiden *Salpingotus* (Ognev), sowie *Pachyuromys* bei den Gerbillinen. Auffallende Ähnlichkeit im Bau der Nieren bei *Dipodillus dasyurus* und beim nordamerikanischen *Citellus leucurus* stehen höchstwahrscheinlich in engem Zusammenhang mit der Notwendigkeit zur extremen Ausnützung körpereigener Flüssigkeit, wie auch auf Grund der Untersuchungen von Schmidt-Nielsen bei den Heteromyiden (Abb. 14 a, b) deutlich wird.

Als Konvergenzerscheinung ist auch die Besetzung des Penis mit zahlreichen kleinen Hornstacheln anzusehen, wie sie einerseits Gerbillinen *(Dipodillus)* andererseits Dipodiden zeigen (siehe auch Hershkovitz 1966).

Sowohl Heteromyiden wie Gerbillinen haben Markierungsdrüsen — allerdings an verschiedenen Körperstellen: die Markierungsdrüse der Heteromyiden zwischen den Schulterblättern entspricht in ihrer Funktion dem mesoventral gelegenen Drüsenfeld bei Gerbillinen. Bei letzteren könnte es sich durchaus um ein cricetomorphes Merkmal handeln, da Vrtis (1932) ein Umbilicalorgan beim europäischen Hamster beschreibt; eine analoge Bildung fanden Quay und Tomich (1963) bei der Hawai-Ratte *(Rattus exulans).* Im Zusammenhang damit haben Kängeruhratten ein spezielles Markierungsverhalten, das „sandbathing behaviour" entwickelt (Abb. 12).

Tabelle 2

Drüsentypus	Art	Geschlechter ♂	Geschlechter ♀
Nabelorgan	*Criceteus cricetus*	+	+
Medioventrales Drüsenfeld	*Meriones vinogradovi*	+	+
	Meriones crassus	+	+
	Meriones tamariscinus	+	?
	Gerbillus pyramidum	+	—
	G. (Dipodillus) dasyurus	+	—
	Rattus exulans	+	+
„Nackendrüse"	*Dipodomys spectabilis*	+	+
	(sowie andere Heteromyiden)	+	?

In ihrem Gesamtverhalten zeigen beide Gruppen weitgehende Übereinstimmung mit dem allgemeinen Nagetierschema (Eibl-Eibesfeldt 1957). Solitär lebende Formen beider Gruppen haben „Höhlengesichter" und zeigen in ähnlicher Ausbildung weiße Flecke im Kopfbereich als Kontaktpunkte.

Artspezifisch unterschiedliches Trommeln als Verständigungsmittel ist bei beiden Familien zu beobachten. Heteromyiden *(Dipodomys)* trommeln sowohl innerhalb als

auch außerhalb ihrer Bauten; außerdem zeigen sie noch das Zähnewetzen, welches Eibl-Eibesfeldt (1951 b) von *Meriones persicus* beschreibt, das ich selbst aber bei den von mir beobachteten Gerbillinen niemals feststellen konnte.

Die Begegnung zwischen den Tieren einer Art verläuft bei beiden Familien nach ziemlich ähnlichen Regeln, nur daß Heteromyiden „head-over-head-under" zeigen, sich also zuerst an den Stirnplatten beriechen, während Gerbillinen den Wangengruß entwickelt haben. Die aufrechte Stellung bedeutet bei beiden ebenso Aufmerksamkeit wie Kampfbereitschaft. Zeigen die Heteromyiden zu Beginn des Kampfes auch wie die Gerbillinen das *Kreiseln*, so sind im weiteren Verlauf des Kampfes bei den beiden Formen verschiedene Riten ausgebildet worden; bei Heteromyiden das gegenseitige Treten und Anspringen, bei den Gerbillinen der Boxkampf, bei *Meriones* und weiters bei *Dipollidus* das Walzertanzen. Zur Verteidigung verwenden sowohl Heteromyiden wie auch Gerbillinen das Sandausschleudern, doch haben Gerbillinen darüber hinaus (insbesondere *Meriones*) aus einem ursprünglichen Übersprungsverhalten das Graben zu einer vollständig ritualisierten Handlung — dem Drohgraben — entwickelt.

Ist die Mehrzahl der Heteromyiden als solitär lebend anzusprechen, so sind dennoch die als ursprünglich anzusehenden Genera *Heteromys (H. goldmanni, H. lepturus)* und *Liomys (L. pictus)* sozial lebende Formen. Bei Gerbillinen verhält es sich gerade umgekehrt: die als ursprünglicher zu wertenden *Gerbillus*-Arten sind teilweise solitär lebende Formen, die meisten Arten aus der *Meriones*-Verwandtschaft hingegen leben sozial; *Dipodillus dasyurus* ist — vermutlich bedingt durch die extreme Kargheit seines Biotyps — zu einer extrem solitär lebenden Form geworden.

Bei Heteromyiden beschränkt sich daher das Zusammenleben nur auf die kurze Zeit der Paarung und Jungenaufzucht, ähnlich wie bei den solitären *Dipodillus;* dementsprechend zeigen die Arten beider Unterfamilien im großen und ganzen dieselben Verhaltensweisen bei der Jungenaufzucht.

Bauanlagen von Heteromyiden und Gerbillinen sind wohl prinzipiell von den örtlichen Wohnverhältnissen abhängig, doch scheinen Heteromyidenbauten nicht jenen Grad komplizierter Ausgestaltung zu erreichen, wie dies bei den Bauten von *Rhombomys opimus* oder *Meriones crassus* der Fall ist. Ausgangspunkt ihrer Bausysteme sind meist geschützte bewachsene Stellen; das Grundkonzept der Anlage mit Einschlupfröhre, Wohnkessel, Nest- und Fluchtröhre ist ziemlich ähnlich; allerdings zeigen sich Unterschiede in der Art der Bevorratung: während alle Gerbillinen ihre Vorräte im Bau unterbringen, errichten manche Heteromyiden außerhalb des Baues Futterdepots, die nicht bewohnt werden, von denen sie nach und nach Nahrung in den Bau eintragen (Abb. 11 und 13).

Die territorialen Verhältnisse sind bei beiden Gruppen ähnlich gestaltet, nur hat Eisenberg festgestellt, daß bei den Heteromyiden die Männchen ein größeres Territorium als die Weibchen haben und auf neutralem Gebiet auch aggressiver als diese sind. Als Reviermarkierung könnte man die Sandbadeplätze der Heteromyiden mit den Markierungsstellen der Gerbillinen gleichsetzen.

Versteht man die hier besprochenen konvergenten Merkmale als Anpassungserscheinungen an die Lebensbedingungen eines extremen Biotops, so scheint die Folgerung naheliegend, daß die Konvergenzerscheinungen in anatomischer und physiologischer Hinsicht ebenso naheliegend sind wie jene von Verhaltensweisen.

Zusammenfassung

Der zweite Teil der Arbeit behandelt vorwiegend die ökologischen Aspekte des Verhaltens, und im Anschluß daran werden die Konvergenzerscheinungen bei Nagetieren nordamerikanischer und eurasiatischer Trockengebiete diskutiert.

Aktivität, Ernährung, Wasserhaushalt, aber auch besondere Körpermerkmale sowie Bau und Territorium muß man im großen und ganzen unter dem Aspekt spezieller Anpassung

an die extremen Lebensbedingungen der Wüste betrachten. Gerbillinen kann man im allgemeinen als dämmerungsaktive, geophile, omnivor bis granivor sich ernährende Nager bezeichnen, die über physiologische Mechanismen zur äußersten Ausnützung des Feuchtigkeitsgehaltes ihrer Nahrung verfügen, wie z. B. Fettdepots unter der Haut, die im Frühjahr und im Herbst — vermutlich unter hormonalem Einfluß — abgebaut werden. Der anatomische Bau der Nieren läßt bei oberflächlicher Betrachtung (Flachschnitte) auffallende Ähnlichkeit mit jenem von *Citellus leucurus,* einem in nordamerikanischen Trockengebieten lebenden Erdhörnchen, erkennen. Auffallend dabei ist ein besonders weit in den Harnleiter hineinreichender Teil der inneren Auskleidung des Nierenbeckens. Überhaupt scheint *Dipodillus* eine besonders spezialisierte Form darzustellen; aus noch nicht ganz geklärter Ursache zeigen die Tiere eine Vorliebe dafür, Steinsalz zu lecken, und sind vorwiegend Insektenfresser. Das Beuteverhalten dazu ist angeboren.

Anatomische Besonderheiten bei Gerbillinen sind ferner die
- — Tendenz zur Vergrößerung der Bullae tympani
- — zur Verlängerung der Metatarsalia,
- — die unterschiedlich dichte Behaarung der Fußsohlen an den Hinterbeinen, die außerdem ein wichtiges Hilfsmittel zur Bestimmung lebender Tiere ist.
- — *Dipodillus* können außerdem die 5. Zehe beim Klettern abspreizen.

Bauanlagen sind bei Gerbillinen sowohl ein Abbild der arteigenen Sozialstruktur als auch Spiegelbild der spezifisch ökologischen Verhältnisse. Solitär lebende Formen wie *Gerbillus* und *Dipodillus* legen ihre Bauten nach einem einfachen Grundschema an, komplizierte Bausysteme findet man bei sozial lebenden Arten *(Meriones, Rhombomys).* Im Versuch erweist sich für die Geborgenheit im Nest die Thigmotaxis wichtiger als der Lichtschutz.

Bei der Diskussion der Anpassungserscheinungen in anatomischer, physiologischer und ethologischer Hinsicht ergeben sich auffallende Konvergenzen zu den Heteromyiden Nordamerikas einerseits sowie zu Nagern verschiedener Gruppen aus den eurasiatischen Trockengebieten andererseits, die hier zum Vergleich herangezogen werden. Das gleiche gilt auch in bezug auf Bau und Territorium.

Das Vorhandensein eines medioventral gelegenen Duftdrüsenfeldes bei allen hier beobachteten Gerbillinen-Arten dürfte ein signifikantes Merkmal der gesamten Unterfamilie sein; auf Grund seiner Lage kann man vermuten, daß es sehr wahrscheinlich dem Umbilicalorgan der Hamster *(Cricetus cricetus)* gleichzusetzen ist und demnach als cricetomorphes Merkmal zu bezeichnen wäre.

Summary

Observations on the biology of some Gerbillinae (Jirds), especially of Gerbillus (Dipodillus) dasyurus (Myomorpha, Rodentia), in captivity. II. Ecology

Part II of this paper deals with the ecological aspects of the Gerbils' behaviour. Afterwards the convergences between Gerbils and cangaroo rats *(Heteromys)* of North America as well as rodents from eurasiatic dry regions are discussed.

Activity, nutrition, water balance and special anatomical features as well as the burrows and territories must be regarded largely under the aspect of the living conditions in the desert.

Gerbils in general have been proved as rodents with activity during dawn or parts of the night, as geophile, and omnivor or granivor in nutrition. They have some physiological mechanisms to utilize fully the water resources in their food, especially fat deposits between the shoulders under the skin, which are reduced in spring and autumn — probably under hormonal influence. The anatomic shape of kidneys shows a noticable similiarity to that of *Citellus leucurus,* a ground squirrel of north american semidesert regions, especially concerning an extremely long part of the renal pelvis region reaching into the ureter.

Dipodillus in general must be regarded a highly specialized form due to its physiological adaption including a special liking for licking stone salt.

Anatomical pecularities found in Gerbils are:
- — a tendency for enlargement of the bullae tympani
- — elongation of the metatarsalia
- — variable dense pilation of the hind feet which is also an important mark for identification of living animals;
- — *Dipodillus* which show an hereditary climbing behaviour are able to spred their fifth toe aside.

The burrows of gerbils are a reflection of their intraspecific social structure as well as of their living conditions. Solitary forms (*Dipodillus*) dig their burrows after a simple schedule; more complex burrow systems will be found in social living species as in *Meriones* or *Rhombomys.* Experimentally thigmotaxis within the nest is of higher value than light protection.

In the discussion the anatomical, physiological, and ethological aspects of adaption show remarkable convergences between Gerbils and Heteromyides as well as with rodents of different taxonomical groups within the eurasiatic semi-desert or desert region.

The appearance of a midventral sebaceous gland area in all gerbil species observed must be regarded as a characteristic sign due to the whole subfamily; it has been found in all species in the male sex, in *Meriones vinogradovi* also in the females. Regarding the site of this gland area it must be supposed that it is equivalent to the umbilical-organ of the hamster *(Cricetus cricetus)* and therefore must be designated as a cricetomorph criterion.

Literatur

Alcoun, I. R. (1940): Notes on the Ground Squirrel. Journ. Mammal. **21**, 160—170.

Aschoff, J.; Meyer-Lohmann (1954): Die 24-Stundenperiodik von Nagern in natürlicher und künstlicher Beleuchtung. Z. Tierpsychol. **11**, 476—487.

Butterworth, B. B. A. (1961): A comparative study of growth and development of the cangaroo-rat *Dipodomys deserti* Stephens and *Dipodomys merriami*. Growth **25**, 127 bis 139.

Bytinsky-Salz (1953): Discussion on problems of animal ecology and physiology in deserts. "Desert Research" Res. Counc. Israel, Jerusalem.

Chew, R. M. (1961): Watermetabolism of desert inhabiting vertebrates. Biol. Rev. **36**, 1—31.

Dekeyser, P. L.; Derivot, J. (1959): La vie animale au Sahara. Lib. Arman Collin, 332.

Eisenberg, J. F. (1963): A comparative study of sandbathing behaviour in heteromyid rodents. Behaviour **22**, 16—24.

— (1963): The behaviour of heteromyid rodents. Univ. Calif. Publ. Zool. **69**, 1—100.

Festetics, A. (1965): Beiträge zur Ökologie, Ethologie und geographischen Verbreitung von *Spalax leucodon* (Nordmann 1840). Diss. Univ. Wien.

Grassé, P. P. et al. (1955): Traité de Zoologie (Mammifères, 2 Bd.). Paris: Masson.

Hediger, H. (1949): Säugetierterritorien und ihre Markierung. Bijdragen tot de dierkunde **28**, 172—184.

Heidermans, C. (1956): Physiologie der Exkretion. Handb. Zool. Kükenth. **8**, 1—62.

Hershkovitz, Ph. (1966): South american swamp and fossorial rats of the Scapteromyine Group (Cricetinae, Muridae), with contents on the glans penis in Murid taxonomy. Z. Säugetierkunde **31**, 81—149.

Herter, K. (1952): Der Temperatursinn der Säugetiere. Beitr. z. Tierk. u. Tierzucht **3**.

— (1956): Der Winterschlaf. Handb. Zool. Kükenth. **8**, 1—60.

Hudson, J. W. (1964): The role of water balance in the biology of the antelope ground squirrel *Citellus leucurus*. Univ. Calif. Publ. Zool. **64**, 1—56.

Jamsson, E. E. jr.; Mead, R. A. (1964): Seasonal changes in bodyfat, water and basic weight in *Citellus lateralis, Eutamias speciosus* and *E. amoenus*. Journ. Mammal. **45**, *359—368*.

Kulzer, E. (1960): Anpassungen an die Lebensbedingungen der extremen Trockengebiete der Erde. Aus der Heimat **3**, 87—96.

Lehmann, G. (1956): Das Gesetz der Stoffwechselreduktion. Handb. Zool. Kükenth. **8**, 1 (4/5), 1—32.

Lipkov, J. (1954): Über das Seitenorgan des Goldhamsters *(Mesocricetus auratus* Waterh.). Zschr. Morph. Ökol. Tiere **42**, 333—372.

MacMillen, R. E. (1964): Population, ecology, water relations and social behaviour of a southern semidesert rodent fauna. Univ. Calif. Publ. Zool. **71**, 1—66.

Nevo, E. (1961): Observation on Israeli populations of the Mole rat *Spalax ehrenbergi* Nehring, 1898. Mammalia **25**, 127—144.

Petter, F. (1952): Note préliminaire sur l'éthologie et écologie des *Psammomys obesus* Cretzschmar. Mammalia **15**, 137—147.

— (1955 a): Note sur l'éstivation et l'hibernation observées chez plusieurs éspèces des rongeurs. Mammalia **19**, 444.

— (1955 b): Les terriers de *Meriones crassus* et de *Pachyuromys duprasi* (Rongeurs Gerbillidae). Mammalia **19**, 325—334.

Petter, F.; Moustachfi (1957): Contribution de l'écureuil terrestre à doigts grèles (*Spermophilopsis leptodactylus bactrianus*). La Terre de la Vie. **1**, 283—296.

Quay, W. B. (1956): Seasonal and sexual differences in the dorsal skin gland of the kangaroo-rat *(Dipodomys)*. Journ. Mammal. **34**, 138—141.

Quay, W. B.; Tomich, P. Q. (1963): A specialized midventral sebacheous glandular area in *Rattus exulans*. Journ. Mammal. **44**, (4).

Schiebler, Th. H. (1959): Morphologie der Nieren. Handb. Zool. Kükenth. **8** (21), 1—84.

Schmidt-Nielsen, K. (1952): Water metabolism of desert mammals. Phys. Rev. **38**, 135—166.

— (1954): Water conservation in small desert rodents. Biology of deserts. London Inst. of Biology, 137—184.
STARCK, D. (1961): Bemerkungen über Grabanpassungen bei Säugetieren und über die äußere Form des Gehirns von *Notoryctes thyphlops* Stirling, 1889. (Marsup. Notoryctidae). Zool. Anz. **166**, 423—432.
STALMAKOVA, V. A. (1960): On water metabolism of desert rodents. Symp. theriol. Brno, 250—295 (russ., engl. Zsfg.).
VINOGRADOV, B. S.; ARGYROPOULO, A. I. (1931): Zur Biologie turkestanischer Springmäuse (Dipodidae). Z. Säugetierkunde **6**, 164—176.
VORONTSOV, N. N. (1960): The ways of food specialization and evolution of the alimentary system in Muroidea. Symp. theriol. Brno, 360—377.
VRTIS, V. (1932): Pupecni slaznaty kozni vacek krecka. (The cutaneous umbilical organ of the hamster *Cricetus cricetus* L.) Biol. spisy Vys. Skoly zverole. Brno, **11/13**, 199—214.

Anschrift der Verfasserin: Dr. URSULA FIEDLER, Hadikgasse 112/113, A - 1140 Wien

Postnatale Entwicklung und Verhalten von *Meriones unguiculatus* (Milne Edwards, 1867) vom Zeitpunkt der Geburt bis zum Absetzen der Jungtiere im Alter von 30 Tagen

Von H. EHRAT, H. WISSDORF und E. ISENBÜGEL

Aus dem Veterinär-Anatomischen Institut der Veterinär-Medizinischen Fakultät der Universität Zürich (damaliger Direktor: Prof. Dr. K.-H. Habermehl), aus dem Anatomischen Institut der Tierärztlichen Hochschule Hannover (Direktor: Prof. Dr. H. Wilkens) und aus dem Tierzucht-Institut der Veterinär-Medizinischen Fakultät der Universität Zürich (Direktor: Prof. Dr. H. U. Winzenried)

Eingang des Ms. 3. 7. 1973

Einleitung und Schrifttum

Die in den USA als Gerbils (SCHWENTKER 1963) bezeichneten *Meriones unguiculatus (M. u.)* dienen in der pharmazeutischen Industrie sowie in der Veterinärmedizin als Laborversuchstiere. Sie werden auch unter den Begriffen Mongolian gerbils (MARSTON und CHANG 1965; JANSEN 1968; RICH 1968; SCHWENTKER 1968), Tamarisk gerbils, Jirds (WALKER 1968) und Rennmäuse (PIECHOCKI 1969) geführt. Daneben ist die falsche Bezeichnung Sandratte in der Literatur anzutreffen (WALKER 1968).

Sehr umfangreiche Literaturzusammenstellungen über alle *M. u.* betreffende Untersuchungen verschickt auf Anforderung RICH (1971, 1972). Eine vergleichende Untersuchung speziell des Wachstums von *M. u.* mit anderen Cricetidae liefern THOMPSON und BARRET (1969).

Über Zucht, Wachstum und Haltung von *M. u.* berichten MARSTON und CHANG (1965) und vergleichen ihre Befunde mit den Untersuchungsergebnissen von NAKAI et al. (1960) sowie SCHWENTKER (1963). Dabei werden das Geburtsgewicht und die

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 41—50
© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Gewichtszunahme überprüft und der Zeitpunkt für die Öffnung der Vagina wie auch für das Eintreten der Geschlechtsreife bestimmt. KRAMER (1964) bestimmt Körper- und Organgewichte und mißt die Länge von erwachsenen Tieren. Nach WALKER (1968) sind die *M. u.* monogam. Die Wurfgröße beträgt ein bis sieben Tiere. Derselbe Autor sagt aus, daß die Jungtiere mit drei Wochen selbständig sind.

Histologische Untersuchungen über die postanale Entwicklung des Haarkleides und die „ventral gland" der männlichen *M. u.* führen FELDMAN und MITCHELL (1968) durch.

Material und Technik

Die Beobachtungen entstammen dem Zuchtbestand des Tierzucht-Institutes der Veterinär-Medizinischen Fakultät der Universität Zürich. Die Gerbil-Zuchtpaare sind in 1:1-Verpaarung in Makrolon (Typ III) -Plastikkäfigschalen mit Chromstahlgitterdeckeln gehalten. Auf 32 m^2 Raum sind sechs Rollgestelle mit 240 Makrolonkäfigen und insgesamt 530 Zuchttieren untergebracht.

Der Zuchtraum ist auf 23° C klimatisiert, jedoch treten starke Schwankungen auf. Durch eine Schaltautomatik haben die Tiere 10 Stunden Nacht und 14 Stunden Tag. Als Einstreu findet Stroh von ca. 2 cm Halmlänge Verwendung. Material zum Nestbau wird nicht verabreicht. Für die Verhaltensbeobachtungen wurden alle Zuchtpaare herangezogen. Für die Entwicklungsstudie wurden in einem Vorversuch 20 Würfe, bestehend aus 69 männlichen und 49 weiblichen Jungtieren, ohne Berücksichtigung besonderer Fakten, ausgewählt. Die Fütterung bestand aus Hamsterfutter (Pellets) der Firma NAFAG, Gossau, St. Gallen. Wasser stand den Tieren in einer 200-ml-Plastikflasche mit einem Metallsaugnippeldeckel zur Verfügung. Vom 21. Juli 1971 an wurden täglich zur gleichen Zeit das Gewicht aufgezeichnet und die Entwicklung überprüft, wobei folgende Merkmale berücksichtigt wurden:
Pigmentierung, Behaarung, Gesäuge männlich und weiblich, Descensus testis, Nabelpunkt[1], Nabeldrüsenfeld[2] männlich, Ohrmuschelaufstellung, Lidspalte, Zahndurchbruch, Längenwachstum[3] von: Körper, Schwanz und Fußsohle an der Beckengliedmaße.

Im Hauptversuch, der am 22. September 1971 begann, wurden 20 weitere Würfe mit 64 männlichen und 62 weiblichen Jungtieren vom Zeitpunkt der Geburt an untersucht. Dabei erhielten zehn Paare Hamsterfutter (Pellets) und zehn Paare Mäuse- und Rattenfutter (Pellets) der Firma NAFAG. Außer den im Vorversuch berücksichtigten Merkmalen erfolgte eine Beobachtung der Öffnung des äußeren Gehörganges.

Die Jungtiere wurden in beiden Versuchen 30 Tage nach der Geburt abgesetzt.

Befunde — 1. Teil

Postnatale Entwicklung

M. u. werden blind und nackt geboren. Tasthaare im Bereich der Schnauze sind immer vorhanden. Die Wurfgröße liegt zwischen ein bis neun Jungtieren. Davon sind 50,8 % männlich und 49,2 % weiblich. In Abhängigkeit von der Wurfgröße wiegen die frisch geborenen *M. u.* zwischen 2,3 und 3,7 g. Der Mittelwert beträgt bei männlichen Tieren 3,2 g, bei weiblichen Tieren 3,1 g. Die Körperlänge, einschließlich Schwanz, liegt bei der Geburt beim männlichen Tier zwischen 4,8 und 5,3 cm, beim weiblichen Tier zwischen 4,6 und 5,1 cm. Typisch ist ebenfalls eine epitheliale Verklebung der abgefalteten Ohrmuschel über dem noch geschlossenen äußeren Gehörgang (Abb. 1).

[1] Als Nabelpunkt wird hier der dunkelrote Schorf bezeichnet, der durch die Blutung beim Abnabeln entstanden ist.

[2] Das Nabeldrüsenfeld der männlichen Tiere ist der Bereich in der Umgebung des Nabels, der von FELDMAN und MITCHELL (1968) als „ventral gland" bezeichnet wird.

[3] Die Längenmessungen sind nach den Angaben von VAN DEN BRINK (1957) durchgeführt worden; sowohl für die Messungen als auch für die Photographien wurden die Tiere mit Äther narkotisiert.



Abb. 1. 1 Tag altes Jungtier mit noch abgefalteter rechter Ohrmuschel

Geschlechtsorgane

Beim männlichen Tier ist das äußere Genitale ein länglicher Hügel, der im kranialen Bereich nicht deutlich von der Umgebung abgesetzt ist. Seitlich und kaudal hebt er sich schon am 1. Tag deutlich ab. Beim weiblichen Tier dagegen trägt der kleinere, rundliche Hügel nur das Orificium urethrae externum, während das äußere Genitale kaudal davon gelegen und am 30. Tag noch verschlossen ist.

In dem *Entwicklungsdiagramm* sind die makroskopischen Befunde der wesentlichen äußeren Merkmale zusammengestellt. Die links gelegenen Spitzen der Pfeile kennzeichnen das erste Auftreten eines Merkmales, dessen vollständige Ausbildung bei allen Jungtieren durch gleichbleibende Stärke des Pfeiles dargestellt wird. Rechts gelegene Spitzen an den Pfeilen weisen darauf hin, daß das entsprechende Merkmal nicht mehr regelmäßig sichtbar ist und dann völlig verschwindet (z. B. Nabelpunkt) oder durch Haare völlig verdeckt wird (z. B. Mammarkomplexe). Die bei den abdominalen und inguinalen männlichen Mammarkomplexen nur in halber Stärke gezeichneten Pfeile kennzeichnen das nicht regelmäßig sichtbare Auftreten dieser Anlagen.

Tabelle 1

Die Daten sind Mittelwerte aus Messungen an 133 ♂ und 111 ♀ Tieren

	Körperlänge i. cm		Schwanzlänge i. cm		Hinterfußsohlenlänge i. cm	
Tage	♂	♀	♂	♀	♂	♀
1	5,0	4,8	0,8	0,8	1,0	1,0
2	5,5	5,7	1,3	1,4	1,1	1,1
3	6,0	6,0	1,5	1,7	1,1	1,1
4	6,3	6,4	1,6	1,7	1,2	1,2
5	6,5	6,5	1,7	1,8	1,2	1,2
6	6,5	6,9	1,7	1,8	1,2	1,3
7	6,8	6,9	1,8	1,9	1,3	1,3
8	7,1	7,1	1,9	1,9	1,4	1,3
9	7,3	7,1	2,2	2,0	1,4	1,4
10	7,9	7,5	2,4	2,3	1,5	1,6
11	8,4	8,2	3,0	2,8	1,7	1,7
12	9,0	9,0	3,1	2,9	1,8	1,7
13	9,0	9,1	3,1	2,9	1,8	1,8
14	9,1	9,2	3,2	3,1	1,9	1,9
15	9,5	9,5	3,4	3,5	2,0	2,0
16	9,8	9,7	3,6	3,6	2,0	2,0
17	10,9	10,6	4,2	4,0	2,1	2,1
18	11,0	11,0	4,2	4,0	2,1	2,1
19	11,2	11,2	4,3	4,1	2,2	2,2
20	11,7	11,3	4,4	4,1	2,2	2,2
21	11,8	11,4	4,4	4,1	2,3	2,3

Entwicklungsdiagramm von Meriones unguiculatus (p.p.)

Alter in Tagen: 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28

Pigmentierung: Rücken, Karpalballen, Digitalballen, Anus

Behaarung: Rücken und Kopf, Bauch, Fussohle, Schwanzbürste, Ohrmuschel, Ohrrand, Geschlechtshöcker

Gesäuge ♂: thorakal, thorakoabdominal, abdominal, inguinal

Gesäuge ♀: thorakal, thorakoabdominal, abdominal, inguinal

Descensus testis, Nabelpunkt, Nabeldrüsenfeld ♂

Ohr: Muschel aufgerichtet, äusserer Gehörg. offen

Lidspalte offen

Zahndurchbruch: Schneidezähne Oberk., Schneidezähne Unterk.; Backenzähne Oberkiefer M_1, M_2, M_3 (nach 30 Tagen); Backenzähne Unterkiefer M_1, M_2, M_3 (nach 30 Tagen)

Diagramm 1. Entwicklungsdiagramm von *Meriones unguiculatus* (p.p.)

Die durchschnittliche Gewichtszunahme der Tiere im Hauptversuch wird für männliche und weibliche Tiere getrennt in zwei Kurven dargestellt. Außerdem wird die Gewichtszunahme des besten Wurfes, bestehend aus vier männlichen Tieren, in einer dritten Kurve des Diagramms 2 aufgezeichnet.

Neben den Gewichtskontrollen wird die Veränderung der Körperlänge von der Nasenspitze bis zur Schwanzspitze, ohne Berücksichtigung der Schwanzquaste, gemessen und in der Tabelle aufgezeichnet.[4]

Diskussion

Nach den Angaben von Thompson und Barret (1969) liegt die Wurfgröße zwischen zwei bis sieben Tieren. Bei den hier untersuchten 40 Würfen variiert die Anzahl der Jungtiere zwischen eins und neun. Die mittlere Wurfgröße beträgt danach 6,3. Durch

[4] Diese Längenmessungen konnten aus technischen Gründen nur bis zum 21. Tag durchgeführt werden.

Abgänge in Höhe von 15,1 % bis zum 30. Tag reduzierte sich die mittlere Wurfgröße auf 5,35. Bei den Untersuchungen von MARSTON und CHANG (1965) liegt die mittlere Wurfgröße bei 4,5 ± 0,04. Eine Angabe über die Art des Futters und die Haltung wird von den Autoren nicht gemacht. Bei den hier mit zwei verschiedenen Futterformen ernährten Tieren ergibt sich keine signifikante Abweichung in der Zahl der Jungtiere und im Aufzuchtergebnis.

Das Geburtsgewicht mit einer Durchschnittsgröße von 3,15 g liegt höher als bei den Befunden von NAKAI et al. (1960) mit ca. 2,5 g sowie von MARSTON und CHANG (1965) mit ca. 3,0 g. Das Gewicht nach 21 Tagen beträgt durchschnittlich 16,8 g für weibliche und 17,0 g für männliche Tiere und ist höher als in den Befunden von NAKAI et al. (1960) (11—12 g) sowie denen von SCHWENTKER (1963) (12–15 g).

Zur *Geschlechtsbestimmung* der Jungtiere eignet sich neben der unterschiedlichen Ausbildung der Mammarkomplexe sehr gut das Nabeldrüsenfeld der männlichen Tiere, dessen Behaarung in Übereinstimmung mit FELDMAN und MITCHELL (1968) etwa zehn Tage nach der Körperbehaarung auftritt.

In den ersten vier Tagen nach der Geburt ist eine Geschlechtsbestimmung nach der Form der Erhebung, die beim männlichen Tier das Präputium darstellt und beim weiblichen Tier das Orificium urethrae externum trägt, nur sehr schwer möglich.

Später zeigt der männliche Geschlechtshöcker eine größere Entfernung zum After und ist länglich mit einer schlitzförmigen Öffnung. Der weibliche Geschlechtshöcker

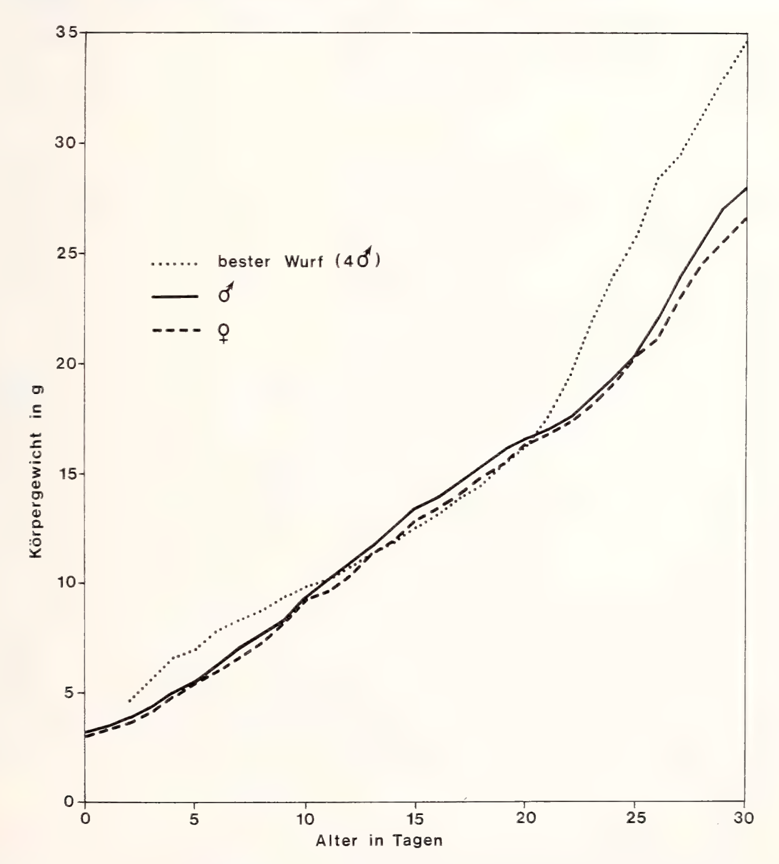


Diagramm 2. Gewichtsentwicklung von *Meriones unguiculatus* (p.p.). (Durchschnittswerte)

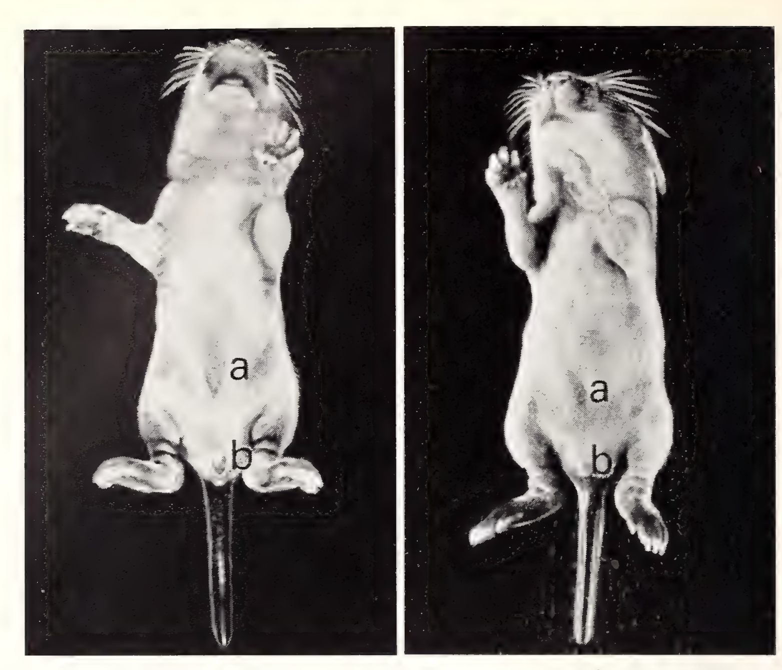


Abb. 2. 6 Tage alte Jungtiere. Beim männlichen Tier (links) ist das Nabeldrüsenfeld (a) gut sichtbar, der Geschlechtshöcker (b) länglich. Beim weiblichen Tier (rechts) sind acht Mammarkomplexe zu erkennen



Abb. 3. 8 Tage alte Jungtiere. Beim männlichen Tier (rechts) ist das Nabeldrüsenfeld (a) deutlich, und der Geschlechtshöcker (b) ist größer als beim weiblichen Tier (links)

liegt dicht am Anus, ist rundlich-halbkugelig und besitzt eine rundliche Öffnung.

Die Geschlechtsbestimmung an Hand der Geschlechtshöcker bereitet im Alter von 26 bis 27 Tagen gelegentlich wieder Schwierigkeiten, da die Behaarung die Konturen nur undeutlich in Erscheinung treten läßt und sich die Formen der Hügel in diesem Alter sehr ähneln. Aber durch den beginnenden Hodenabstieg ist wiederum eine Geschlechtsbestimmung möglich.

Später zeigen die männlichen Tiere ein deutlich zapfenförmiges Präputium, das häufig kaudodorsal pigmentiert ist. Die Pigmentierung des Afters und des Dammes ist allgemein bei männlichen Tieren viel ausgedehnter als bei weiblichen Tieren.

Nakai et al. (1960), Schwentker (1963) sowie Marston und Chang (1965) berichten überein-

stimmend, daß sich das Ohr um den 5. Tag (± 2 Tage) öffnet. Diese Zeitpunkte stimmen in der vorliegenden Untersuchung mit dem Tage des Aufrichtens der Ohrmuschel überein. Der äußere Gehörgang selbst ist bis zum 10. Tage verschlossen.



Abb. 4. 12 Tage alte Jungtiere. Das männliche Tier (links) zeigt noch ein deutliches Nabeldrüsenfeld (a), einen größeren Geschlechtshöcker (b) sowie starke Afterpigmentierung. Das weibliche Tier (rechts) hat vier Paar Mammarkomplexe. Die Schneidezähne sind im Unterkiefer sichtbar

Befunde — 2. Teil

Verhalten der Jungtiere

1. bis 5. Tag

Die ersten zwei Lebenstage werden in der Nestmulde zugebracht. Abgesehen von der Saugaktivität, die sich sehr unregelmäßig über die Hellperiode verteilt und in den Anfangsphasen des Säugens während des Zitzensuchens und des Milchrittes von einem hellen Zirplaut der Jungtiere begleitet wird, schlafen die jungen Gerbils bevorzugt in Seitenlage mit häufiger Pyramidenbildung. Die Weibchen nehmen beim Säugen entweder die sogenannte Körbchenstellung ein oder liegen flach ausgestreckt über den Jungtieren. Seitenlage wurde selten beobachtet. Bei einem beobachteten Versuchspaar wurde an Hand der Stimmaktivität in einem Zeitraum von morgens 7 Uhr bis mittags 12 Uhr ein neunmaliges Säugen festgestellt. Sehr häufig scheinen die Jungtiere während des Saugens an der Zitze einzuschlafen.





Abb. 5. Geschlechtshöcker und Aftergegend von 22 Tage alten Jungtieren. Deutliche Afterpigmentierung ist bei beiden Tieren zu erkennen. Beim weiblichen Tier (rechts) ist der Damm lang. Das männliche Tier (links) zeigt einen deutlich rundum freien Geschlechtshöcker (a), während sich dieser beim weiblichen Tier dorsal nur geringgradig vom Damm abhebt

Die Bewegungsakivität der Jungen steigert sich am 4. und 5. Tag, wobei schon ungerichtete Kratzbewegungen mit den Hinterextremitäten auftreten. Die Pyramidenbildung im Nest wird stärker, wobei eine Tendenz erkennbar wird, die Spitze der Pyramide einzunehmen.

Schon bei geringer Störung der Zuchtpaare wird

das Nest innerhalb des Makrolonkäfigs sehr oft verlegt, wobei die Jungen häufig vergraben werden. Schon am 5. Tag sind die Jungen in der Lage, sich aus der Tiefe des Nestumbaues wieder selbständig an die Oberfläche zu bewegen. Ab 5. Tag wechseln die Weibchen aus der Körbchen- und Flachsäugestellung in die sitzende Säugestellung. Dabei sitzt das Weibchen mit dem Rücken gegen die Käfigecke auf den Hinterbeinen über den Jungtieren und schichtet während des Säugens mit den Vorderbeinen in leicht gebeugter Haltung den Nestrand neu auf. Sehr häufig zerkleinert sie unter schnellen Nagebewegungen größere Strohpartikel, die bei dieser Nestumformung hochgewühlt wurden.

Ab 5. Tag sind die Jungtiere den größten Teil des Tages über bewegungsaktiv. Ruhe und offenbarer Tiefschlaf treten jetzt nur noch im Anschluß an das Saugen auf. Sie versuchen, durch Unterkriechen der anderen Jungtiere eine gewisse Deckung zu erreichen. Exkursionen in die Umgebung des Nestes werden häufiger. Damit verbunden kann ein eindeutiges Fluchtverhalten der Jungtiere ausgelöst werden, wenn bei Kontrolle der Nestmulden Tiere den Beobachter *geruchlich* wahrnehmen. Sie flüchten dann mit intensiven Krabbelbewegungen aus der Nestmulde in den Käfig.

6. bis 10. Tag

Ab 6. Tag fällt ein häufiges Gähnen auf, welches ebenfalls im Anschluß an das Saugen beobachtet wird. Der in der ersten Lebensperiode mehr einsilbige Zirplaut verändert sich zunehmend zu einem helleren und durchdringenderen Zwitscherlaut, der vor allen Dingen beim Eintrageverhalten geäußert wird. Er kann dabei mehrsilbig in hoher Frequenz ausgestoßen werden und veranlaßt das Weibchen, das Jungtier abzusetzen und erneut aufzunehmen. Zweisilbig wird er beim Pflegen der Jungtiere durch das Weibchen, wie z. B. beim Belecken der Analregion, geäußert. Ab 7. Tag werden die ungezielten Putzbewegungen zielgerichtet, wobei Kratzbewegungen mit der Hintergliedmaße und Schnauzenberührung der eigenen Flanke überwiegen.

Der zwitschernde Stimmfühlungslaut sich aktiv aus der Nestmulde entfernender Tiere wird von den Nestgeschwistern ab 8. Tag beantwortet. Nach dem schon ab 5. Tag auftretenden Fluchtverhalten bei Störungen unterbleibt der Stimmfühlungslaut länger als bei nicht durch Störung bedingtem Nestverlassen, und die Jungtiere werden durch das Weibchen auch nicht so schnell in die Nestmulde zurückgetragen. Die Zahl der Saugakte bleibt vom 6. bis 10. Tag und fünfstündigen Beobachtungsintervall bei durchschnittlich 10.

11. bis 20. Tag

Während vom 11. bis 15. Tag keine wesentlichen Veränderungen im Verhalten der Jungtiere eintreten, steigt die Aktivität mit dem Öffnen der Augen meistens am 16., selten am 13. Lebenstag sprunghaft an. Zu diesem Zeitpunkt können sich die Tiere bereits auf den Hintergliedmaßen aufrichten und die typische Gerbil-Sitzstellung einnehmen. Von der Nestmulde aus graben sie sich in die umliegende Käfigstreu ein und schlafen teilweise auch schon außerhalb des Nestes. Die eigene Fellpflege durch Kratzbewegungen der Hintergliedmaßen sowie durch Kämmen der Flankengegend mit den Zähnen und Belecken der Bauch- und Analregion in sitzender Stellung wird in dieser Periode immer gefestigter. Ab 18. Tag wird gegenseitige Fellpflege beobachtet. In dieser Zeit bevorzugen die Jungtiere den Platz zwischen den beiden Elterntieren in direktem Fellkontakt als Schlafstelle. Vom 19. Tag an werden Anfänge des Drohverhaltens sichtbar. Dabei sitzen sich die Jungtiere auf den Hintergliedmaßen gegenüber und versuchen, sich mit den Vorderfüßen alternierend zu berühren.

Ohne ersichtliche Ursache zeigt der gesamte Wurf von Zeit zu Zeit eine gemeinsame Flucht mit ruckweisem Rennen aller Wurfgeschwister. Die Tiere beginnen, die Streu

an der Wand des Käfigs nach innen zu kratzen, wobei ab 16. Tag mit den Vordergliedmaßen und ab 19. Tag mit Vorder- und Hintergliedmaßen gekratzt wird. Die Bewegungen der Hintergliedmaßen sind dabei noch recht unkoordiniert. Um den 20. Tag beginnen die jungen Gerbils, untereinander und mit der Mutter zu spielen. Dabei werden Laufspiele bevorzugt. Ein bisher nicht erklärbares Spielverhalten zeigt folgenden Verlauf: Aus einer Gruppe im gesamten Käfig verteilter Wurfgeschwister beginnt ein Tier A eine ruckweise Flucht bis zu einem Tier B und berührt es in der Schwanzansatzregion mit Schnauzenstoß. Das Tier B flüchtet sofort mit merkwürdig ruckweisen Bewegungen zu einem Tier C, und der Vorgang wiederholt sich. Die Tiere A und B bleiben jeweils nach Berührung des nächsten Partners am Ort der Berührung wie erstarrt sitzen. Werden die Jungtiere bei diesem Verhalten stark akustisch oder optisch gestört, zeigen sie in vielen Fällen die dieser Tierart eigene Schreckstarre.

Versuche von Futteraufnahme herabgefallener Pelletpartikel wurden am 18. Tag zum erstenmal beobachtet.

Bei Anbieten einer Erhöhung in Form eines Steines im Käfig zeigen die Tiere das „King of the castle"-Spiel und versuchen, sich gegenseitig vom höchsten Punkt des Steines zu vertreiben. Am 20. Tag sind die meisten Verhaltensformen bis auf den Bereich des Nestbaues und des Fortpflanzungsverhaltens deutlich sichtbar.

21. bis 30. Tag

Bis zum 25. Tag sind alle Verhaltensweisen der Körperpflege, der Nahrungsaufnahme und der innerartlichen Ausdrucksbewegungen ausgebildet. Bei Gemeinschaftshaltung kommt es am 26. Tag zur Bildung von gemischtgeschlechtlichen Spielgruppen, die ab dieser Zeit auch in engem Körperkontakt außerhalb des Nestes übernachten. In einem Entmischungsversuch unter akustischer oder optischer Bedrohung wird jedoch die Familiengruppierung wieder eingenommen. Werden die Jungen im Zuchtkäfig belassen, wenn vor dem 30. Tag ein neuer Wurf erfolgt, so ist der Zweitwurf in der Regel zahlenmäßig geringer und wird nicht selten von den Elterntieren ganz oder teilweise aufgefressen.

Paarungseinleitungen sind angedeutet, Aggressionsverhalten dagegen ist voll ausgebildet.

Zusammenfassung

Im 1. Teil der Arbeit wird die Gewichtszunahme vom 1. bis 30. Tag bei 40 Würfen von insgesamt 244 Tieren aufgezeigt, und außerdem werden in einem Entwicklungsdiagramm der Zeitpunkt des Auftretens von Pigmentierung an einzelnen Körperteilen, Behaarung, Gesäugeentwicklung, Nabeldrüsenfeld, Nabelpunkt, Hodenabstieg sowie das Aufrichten der Ohrmuschel, Öffnung von äußerem Gehörgang und Lidspalte sowie der Zahndurchbruch dargestellt. Längenmessungen an den Jungtieren betreffen Körperlänge, Schwanz und Fußsohle der Beckengliedmaße und sind bis zum 21. Tag in einer Tabelle zusammengestellt.

Im 2. Teil der Arbeit wird das Verhalten derselben Jungtiere vom 1. bis 30. Tag beschrieben.

Summary

Postnatal development and behaviour of Meriones unguiculatus (Milne Edwards, 1867) from birth to 30th day of life

In the first part the increase in body weight from the 1st to the 30th day of 40 bearings with together 244 animals is described.

In a diagram of development the beginning of pigmentation, of growth of hair, mamma glands, ventral gland, development of navel-point, descensus testis, erection of ear, opening of external ear and of eye-lids and development of teeth are recorded.

Linear measurements of body, tail and of sole of the hind foot are drawn in a table.

In the second part the behaviour of the young animals from birth to the 30th day of life is described.

Literatur

BRINK, F. H. VAN DEN (1957): Die Säugetiere Europas westlich des 30. Längengrades. (Zoogdierengids van Europa ten westen van 30° oosterlengte, dt.). Übersetzt und bearbeitet von TH. HALTENORTH. Berlin und Hamburg: Paul Parey.

FELDMAN, A.; MITCHELL, O. G. (1968): The postnatal development of the pelage and ventral gland of the male gerbil. J. Morph. **125**, 303—314.

JANSEN, V. (1968): The mongolian gerbil *(Meriones unguiculatus)*. J. Inst. Anim. Tech. **19**, 56—60.

KRAMER, A. W. (1964): Body and organ weights and linear measurements of the adult mongolian gerbil. Anat. Rev. **150**, 343—348.

MARSTON, J. H.; CHANG, M. C. (1965): The breeding, management and reproductive physiology of the mongolian gerbil *(Meriones unguiculatus)*. Laboratory Animal Care **15**, 34—48.

NAKAI, K.; NIMURA, M.; SHIMIZU, S.; NISHIMURA, H. (1960): Reproduction and postnatal development of the colony bred *Meriones unguiculatus kurauchii (mori)*. Bull. Exper. Anim. (Japan) **9**, 157—159.

PIECHOCKI, R. (1969): Die Mäuseverwandten. In: Enzyklopädie des Tierreiches, Bd. **11**, Säugetiere II, von B. GRZIMEK. Zürich: Kindler.

RICH, S. T. (1968): The mongolian gerbil *(Meriones unguiculatus)* in research. Laboratory Animal Care **18**, 235—243.

— (1971): Selected bibliography on gerbillinae. Campus Veterinarian Division of Laboratory Animal Medicine, The Center for the Health Sciences, University of California, Los Angeles, California, 90024.

— (1972): Selected bibliography on gerbillinae. Campus Veterinarian, Division of Laboratory Animal Medicine, The Center for the Health Sciences, University of California, Los Angeles, California, 90024.

SCHWENTKER, V. (1963): The gerbil. A new laboratory animal. Ill. Vet. **6**, 5—9.

— (1968): The mongolian gerbil. Ilar News **11**, 2—4.

THOMPSON, J. N.; BARRET, St. D. (1969): Growth of the mongolian gerbil; *Meriones unguiculatus*. Trans. Kans. Acad. Sci. **72**, 223—229.

WALKER, E. P. (1968): Mammals of the world, vol. II, 2nd ed. The Johns Hopkins Press, Baltimore.

Nach Fertigstellung der Arbeit erschienen:

ARRINGTON, L. R.; BEATY, T. C. jr.; KELLY, K. C. (1973): Growth, longevity and reproductive life of the Mongolian gerbil. Lab. Anim. Sci. **23**, 262—265.

Anschriften der Verfasser: Dr. H. EHRAT, Dr. E. ISENBÜGEL, Veterinär-Medizinische Fakultät der Universität Zürich, CH—8057 Zürich, Winterthurer Str. 260; Prof. Dr. H. WISSDORF, Anatomisches Institut der Tierärztlichen Hochschule Hannover, D—3000 Hannover, Bischofsholer Damm 15

Notes concerning the freshwater dolphin *Inia geoffrensis* (de Blainville, 1817) in Venezuela

PEDRO TREBBAU and PETER J. H. VAN BREE

Eingang des Ms. 24. 3. 1973

Although the occurrence of *Inia geoffrensis* has been reported for Venezuela (KELLOGG 1940; CABRERA 1961; HERSHKOVITZ 1966), no detailed faunistic studies on the species in Venezuelan rivers have ever been published. The only papers we know of in which the dolphins from the Orinoco river system are mentioned, concern the

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 50—57
© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

rivers Meta (OLIVARES 1962) and Guaviare (HERSHKOVITZ 1963; MOHR 1965), Columbian affluents of the Orinoco (see map).

In this article some preliminary notes are published on the occurrence of the species in Venezuela. Although we believe that the animals live in the Orinoco almost over its entire length and in all its large plains tributaries, we only mention the localities where specimens were actually observed or caught. Freshwater dolphins have been seen near Sacupana in the delta region of the Orinoco and upstream at Ciudad Bolivar, Calcara de Orinoco, and just below Puerto Ayacucho. In the northern and eastern affluents of the Orinoco, Inias were observed in the Apure River near San Fernando de Apure, in the Rio Portuguesa north of Guardarrama, in the Rio Guanare near Arismendi, on two localities in the Rio Guaritico and in the lower parts of the Rio Capanaparo and Rio Cinaruco; all these localities are indicated on the map by arrows.

We received unconfirmed reports about the occurrence of the species in the Rio Caura south of Maripa, and in the upper part of the Rio Orinoco (Territorio Amazonas) near the confluences of the smaller rivers Padamo and Mavaca. The last two records are doubtful as they could also concern the species of dolphin *Sotalia fluviatilis* (Gervais, 1853). If *Inia geoffrensis* is living in the upper Orinoco, they could be

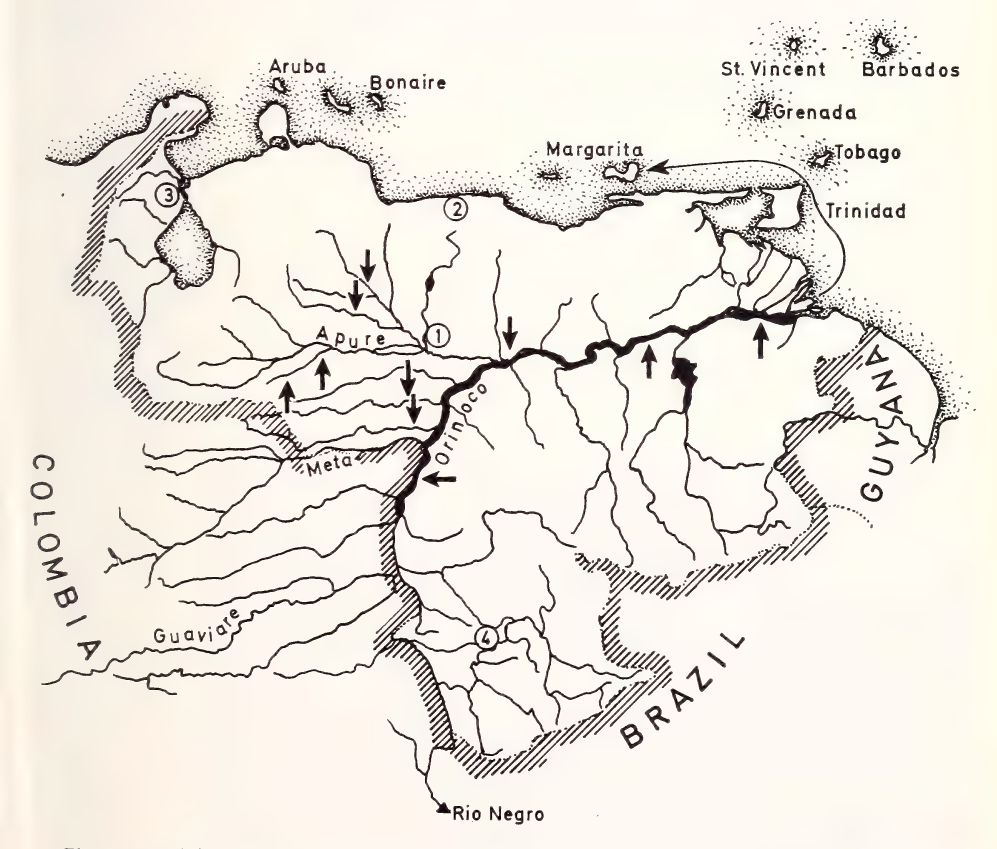


Fig. 1. Simplified map of Venezuela, showing the rivers and localities mentioned in the text: (1) San Fernando de Apure, (2) Caracas, (3) Maracaibo, (4) connection between the Orinoco and the Amazon River systems. The arrows indicate the places where *Inia geoffrensis* has been found

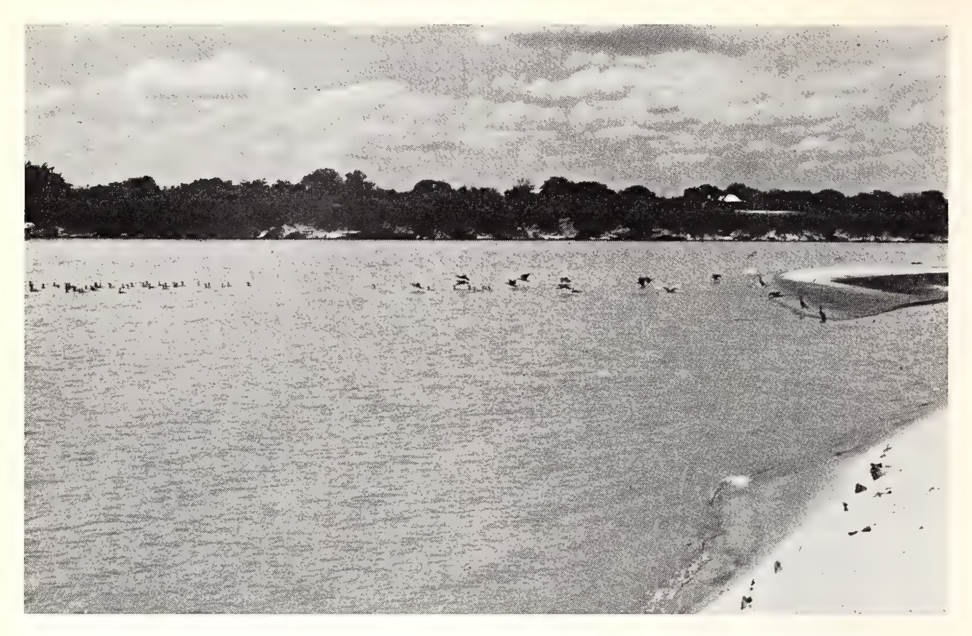


Fig. 2. Rio Apure near Fernando de Apure, Venezuela; one of the localities where *Inia geoffrensis* occurs

rather rare as the first author during a 15 day expedition between Ocamo and the origin of the Orinoco has not seen one specimen. Of course, after Platanal there are rapids which would block the river for dolphins.

In the collection of the Museo de Ciencias Naturales in Caracas is the lower jaw of an *Inia geoffrensis*, found by Mr. M. Grisol on Isla de Margarita. Assuming that no mistake has been made in relation to the origin of the piece, it seems probable that it pertains to an ill or dead specimen from the lower part of the Orinoco washed ashore on the mentioned island.

In Venezuela, *Inia geoffrensis* is generally living in brownish coloured, turbid and slowly streaming (fig. 2) or temporary stagnant waters. Apparently there are parts of the rivers with an abundance of fish, where Inias can be seen feeding in the same area for weeks. The first author has been able to observe them for more than an hour in the same place, surfacing about every 30 to 60 seconds. They mostly are encountered in small groups and seem to have a tendency to occupy a defined territory. The total number of individuals in a



Fig. 3. A small river during the dry season. During this season Inias often become trapped in those stagnant waters

group is difficult to establish as the water is always turbid.

In the dry season the water level in small rivers is lowered considerably so that lakes are formed by back waters (fig. 3). In these lakes Inias become trapped; most of these trapped Inias are young animals and perhaps they remained behind because of inexperience. Although the first author has observed some dolphins to be trapped in the same dry season lagoon for four consecutive years, he has no means of establishing whether they were always the same dolphins. Although these waters are very muddy, the animals appear quite healthy. Food is no problem as literally thousands of fish are also trapped, mostly catfishes and characids. It is not excluded that especially in these very muddy waters the bristlelike hairs on the snout play an important role in the search of food.



Fig. 4. External aspect of some adult specimens of *Inia geoffrensis* from the Rio Apure

According to observations of animals kept in captivity, fullgrown Inias eat about 4 to 5 kg fish each day. Two specimens sacrified for research immediately after capture had only the remains of fishes in their stomachs; two species could be identified, one belonging to the characid fish genus *Prochilodus,* the other species being the armoured catfish *Phractocephalus hemiliopterus.* These records concern Inias caught in the Apure river near San Fernando de Apure (see Trebbau, in the press).

The colour variation in *Inia geoffrensis* in Venezuela is apparently related to age. All the juvenile specimens are a dark bluish metallic grey on the upper parts of the body, lightening to silver grey on the lateral and ventral regions. The older, larger Inias are much lighter in colour, the lateral and ventral parts being clear pinkish-

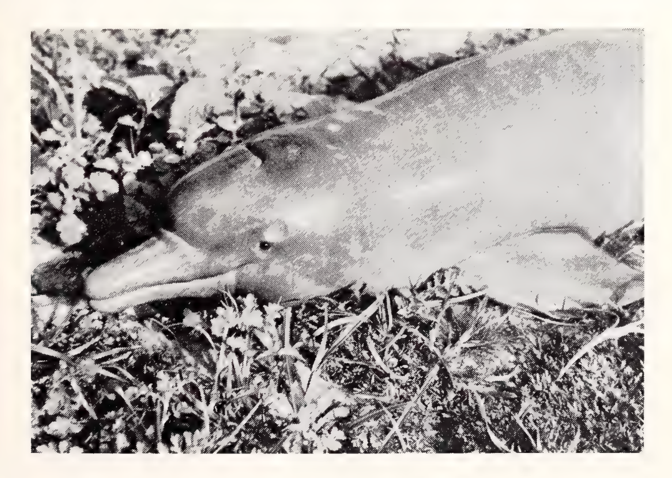


Fig. 5. Close-up of the head of a juvenile *Inia geoffrensis* from Venezuela

Dimensions in mm of four skulls and a lower jaw of *Inia geoffrensis* from Venezuela

The numbers between brackets are the measurements in percentages of the total lengths of the skulls

Collection and number	MBUCV 1-135	MCN b	MCN 251	MCN d	MCN e
Total length of skull	435 (100.0)	468 (100.0)	—	363 (100.0)	434 (100.0)
Rostrum length	267 (61.4)	304 (64.9)	—	218 (60.0)	268 (61.7)
Rostrum, basal width	84 (19.3)	96 (20.5)	—	70 (19.3)	80 (18.4)
Rostrum, width 60 mm anterior to base	41 (9.4)	53 (11.3)	—	32 (8.8)	32 (7.4)
Rostrum, width at its middle	25 (5.7)	32 (6.8)	—	21 (5.8)	23 (5.3)
Rostrum, width at 3/4 of its length	20 (4.6)	27 (5.8)	—	11 (3.0)	18 (4.1)
Least breadth between orbits	131 (30.1)	136 (29.0)	—	102 (28.1)	112 (25.8)
Breadth across pre-orbital angles of supraorbital processes	136 (30.3)	150 (32.0)	—	110 (30.3)	121 (27.9)
Breadth across post-orbital angles of supraorbital processes	171 (39.2)	180 (38.5)	—	136 (37.5)	153 (35.2)
Zygomatic width	207 (47.6)	214 (45.7)	—	166 (45.7)	196 (45.2)
Least width of braincase across parietals	104 (23.9)	90 (19.2)	—	80 (22.0)	86 (19.8)
Length temporal fossa	128 (29.4)	146 (31.2)	—	106 (29.2)	121 (27.9)
Height temporal fossa	77 (17.7)	78 (16.7)	—	64 (17.6)	76 (17.5)
Tip rostrum — nares	304 (69.9)	348 (74.3)	—	256 (70.5)	312 (71.9)
Length of upper toothrow (at right)	236 (54.2)	272 (58.1)	—	200 (55.1)	240 (55.3)
Length of upper toothrow (at left)	236 (54.2)	270 (57.7)	—	200 (55.1)	237 (54.6)
Tip rostrum — pterygoid	322 (74.0)	361 (77.1)	—	265 (73.0)	323 (74.4)
Number of alveoli (above)	25 — 25	25 — 25	—	25 — 26	24 — 25
Length mandible	373 (85.7)	—	398	311 (85.7)	374 (86.2)
Height mandible at coronoid	80 (18.4)	—	91	66 (18.2)	77 (17.7)
Symphysis mandibles (length)	180 (41.4)	—	199	141 (38.8)	183 (42.2)
Length lower toothrow (at right)	233 (53.6)	—	254	200 (55.1)	238 (54.8)
Length lower toothrow (at left)	233 (53.6)	—	255	200 (55.1)	237 (54.6)
Number of alveoli (below)	26 — 25	—	27 — 26	25 — 26	24 — 25

grey. There are no distinctive borders to the colours. The flukes and most of the snout are pinkish too. The melon is bluish with pink. The regions around the blowhole, eyes, neck and mid-dorsum are the darkest parts in the older dolphins, being bluish-grey. Nevertheless the general impression one gets is of a pink animal.

As compared to animals from the Amazon River system, it seems that specimens of *Inia geoffrensis* in Venezuela become less large when fullgrown. Although the

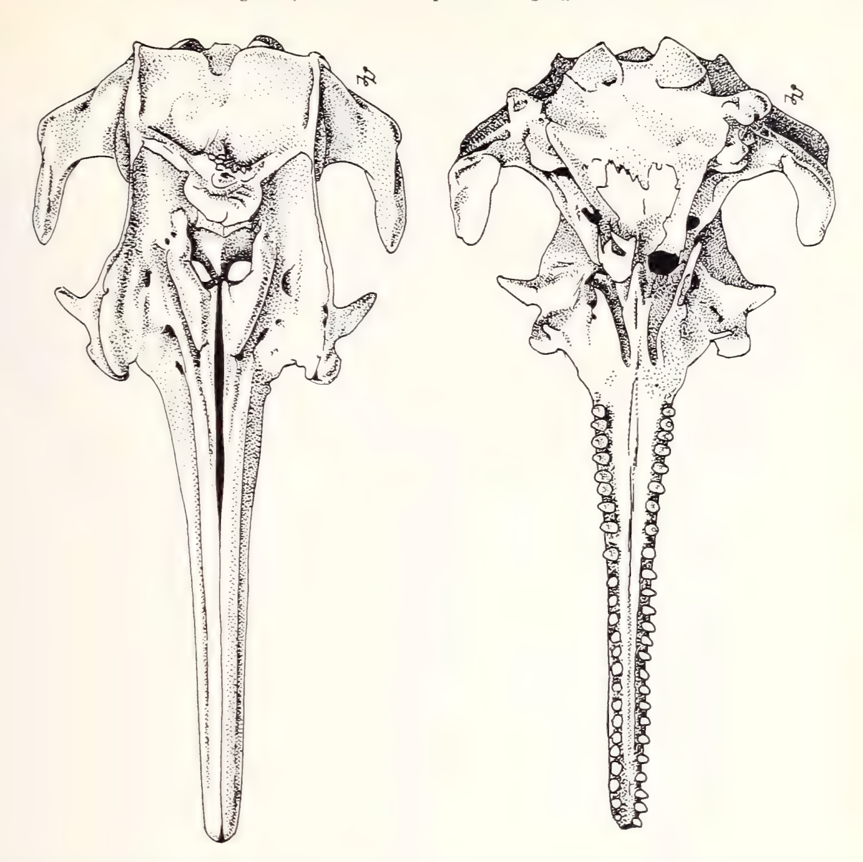


Fig. 6. Dorsal and ventral view of a calvarium of an *Inia geoffrensis* from the Rio Apure, near San Fernando de Apure (MCN # e); J. ZAAGMAN fecit

number of data is still limited, it can be said that females with total lengths of 198, 202 and 208 cm were fullgrown, as well as males with total lengths of 208 and 228 cm. The female MUCV 1—135 (see also table) with a length of 198 cm was lactating when caught. In Delphinoidea the development of the supra-occipital crest is a useful age indication. In *Inia geoffrensis* the lateral crests formed by the latero-posterior parts of the maxillae and the frontals above the temporal fossae (see figures of the skull) can be used in the same way. Even in skulls of fullgrown specimens often some small foramina can be found in the supra-occipital above the foramen magnum. The number and location of those small foramina is subject to variation.

CALDWELL (1966) in his preliminary report on the morphological variation in *Inia geoffrensis,* concludes that within the sole species a complex of as many as three subspecies may be recognized. From what we have seen of material from other areas, we share his opinion. Although the Amazon and Orinoco River systems are in contact with each other (see map), we do not know whether this anastomosis permits a steady exchange of genetic material. It is therefore conceivable that on theoretical grounds only the species must be divided into two subspecies. Awaiting the final results of the study by CALDWELL, and in view of the paucity of our data, we refrain, however, from drawing conclusions concerning the taxonomic status of the freshwater dolphins in Venezuela.

The dimensions of some skulls of *Inia geoffrensis* caught in the Apure river near

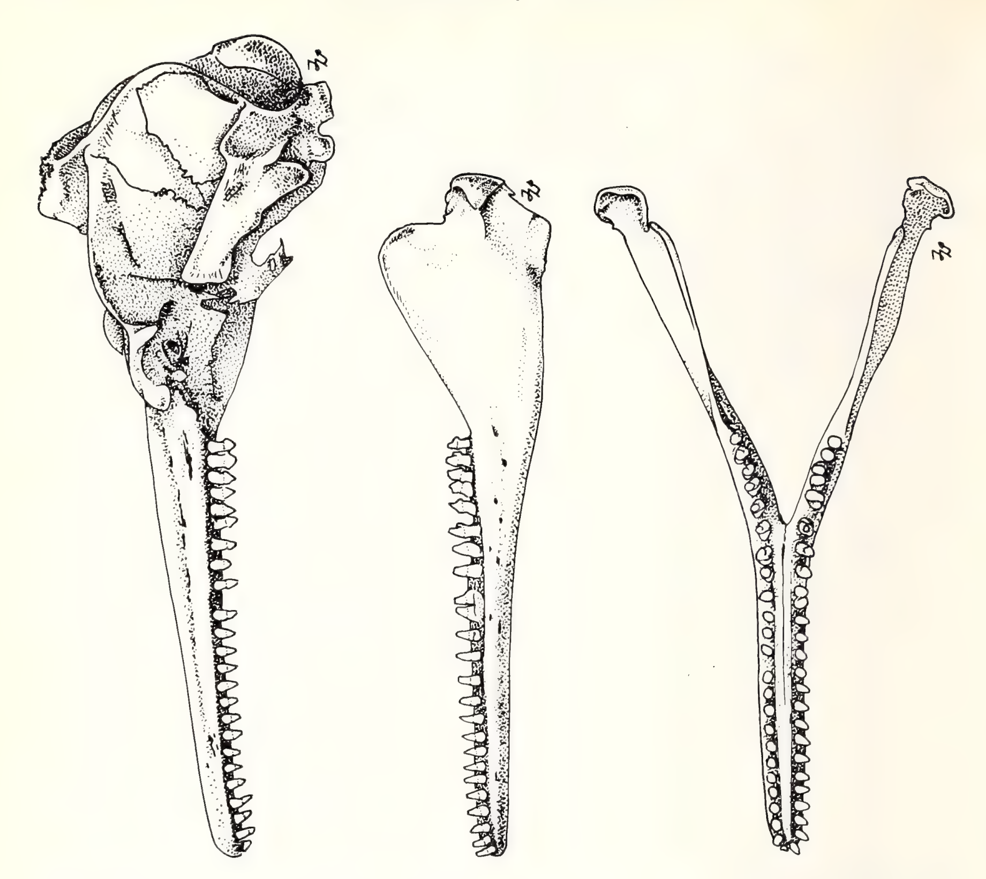


Fig. 7. Lateral view of a skull and dorsal view of the lower jaw of an *Inia geoffrensis* from the Rio Apure near San Fernando de Apur (MCN ⌗ e); J. ZAAGMAN fecit

San Fernando de Apure (see map) are given in the table. The mandible MCN 521 is the one found on Isla de Margarita. The condylobasal length of the skull of that animal must have been about 466 mm. The external measurements of nine freshwater dolphins caught near San Fernando de Apure will be published by TREBBAU (in press), together with notes on their behaviour in the wild and in captivity. The external aspect of some Inias caught in the Rio Apure is shown in figs. 4 and 5. As up till now only skulls of *Inia geoffrensis* from the Amazon River system are depicted in publications, we thought it useful to publish the drawings of a skull of a specimen from Venezuela (Rio Apure; MCN ⌗ e) made by Mr. J. ZAAGMAN.

At the end of these preliminary notes we like to thank Dr. INGE STEINVORTH DE GOETZ, CARLOS RIVERO and HILLARY BRANCH for the help given. We also tender our thanks to the authorities of the Museo de Ciencias Naturales and the Instituto de Zoologia Tropical (Universidad Central de Venezuela), both at Caracas, for their cooperation. The second author gratefully acknowledges the grant received from the Netherlands Foundation for the Advancement of Tropical Research (WOTRO) to defray part of the costs of his stay in Venezuela and Surinam.

Summary

Preliminary notes are published on the occurrence and distribution of the freshwater dolphin *Inia geoffrensis* in Venezuela. Some data on their biology and the dimensions of some skulls are added.

Zusammenfassung

Notizen über den Süßwasser-Delphin Inia geoffrensis (de Blainville, 1817) in Venezuela

Über Auftreten und Verbreitung des Süßwasser-Delphins *Inia geoffrensis* in Venezuela werden vorläufige Angaben gemacht. Außerdem werden einige biologische Daten und Schädelmaße genannt.

References

Cabrera, A. (1961): Catalogo de los mamiferos de Americo del Sur; II. Rev. Mus. Argentino Cienc. nat. Rivadavia (Zool.) **4**, 309—732.
Caldwell, D. K. (1966): Morphological variation in the Amazon dolphin, *Inia geoffrensis* (Blainville). Yearb. Amer. phil. Soc. 328—331.
Hershkovitz, Ph. (1963): Notes on South American dolphins of the genera *Inia, Sotalia* and *Tursiops.* J. Mammalogy **44**, 98—103.
— (1966): Catalog of living whales. Bull. U. S. nation. Mus. 246, I—VIII, 1—259.
Kellogg, R. (1940): Whales, giants of the sea. Nat. geograph. Mag. **77**, 35—90.
Mohr, E. (1964): Notizen über den Flußdelphin *Inia geoffrensis* de Blainville, 1817. Zool. Garten 29, 262—270.
Olivares, A. (1962): Aves de la region sur de la Sierra de la Macarena, Meta, Columbia. Rev. Acad. Columbiana Cienc. Exact., Fis. Nat. **11**, 305—344.
Trebbau, P. (in press): Measurements of and some observations on the freshwater dolphin *Inia geoffrensis* in the Apure River (Venezuela). Zool. Garten **46.**

Authors' addresses: Dr. Pedro Trebbau, Jardin Zoologico "El Pinar", Cota 905 — El Paraiso, Caracas, Venezuela.
Dr. Peter J. H. van Bree, Institute of Taxonomic Zoology, Zool. Museum, Univ. of Amsterdam, Plantage Middenlaan 53, Amsterdam 1004, The Netherlands.

On the diagnosis of the South American dolphin *Sotalia fluviatilis* and its author

P. J. H. van Bree

Receipt of Ms. 10. 5. 1973

Some confusion exists concerning the first description of the species of dolphin *Sotalia fluviatilis* and its author(s). According to Cabrera (1961: 609) the valid diagnosis was published by Gervais as sole author in 1855. Cabrera *(loc. cit.)* regards the name *Delphinus fluviatilis* Gervais & Deville, 1853 as a *nomen nudum.* Hershkovitz (1966: 18), however, considers the 1853 description as valid and mentions as authors Gervais and Deville *in* Gervais (1853). He did not see the original description.

To avoid further differences of opinion it may be useful to cite completely the first description of the species. The more so as it was published in a rather obscure journal which can be consulted only in a few libraries. On page 148, Gervais wrote: "Les Delphinoïdes ou les Cétacés plus ou moins rapprochés du Dauphin ordinaire ont, comme les précédents, des représentants dans les différentes mers; mais ils sont plus nombreux qu'eux en espèces et, sauf quelques-uns, de moindres dimensions. Il y

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 57—58
© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

en a qui sont pélagiens, d'autres littoraux, d'autres spécialement propres aux embouchures. On en connaît même deux espèces fluviatiles qui vivent dans les affluents de l' Amazone, principalement en Bolivie et au Pérou."

In a foot-note on the same page he continued: "L' espèce fluviatile la mieux connue est l' *Inia boliviensis* d'Orb., synonyme du *Delphinus geoffrensis,* Bl. Une autre a bien plus de ressemblance avec les Dauphins ordinaires, mais elle est plus petite et à bec un peu plus grèle. Dans un travail que nous avions commencé sur cette espèce, avec feu M. E. Deville, nous lui avions donné le nom de *Delphinus fluviatilis.* Elle a été découverte par MM. Deville et de Castelnau."

From this citation it becomes clear that Gervais is the only author and that the 1853 description is valid according to the rules of the International Code of Zoological Nomenclature (1964). The species therefore must be cited as *Sotalia fluviatilis* (Gervais, 1853). Already True (1889: 17) published the name of the species, the author, and the date in the right way.

For bibliographic reasons the complete title of the article by Gervais (1853) and the unabbreviated name of the journal in which it appeared are given below. Reprints of this article exist with a slightly different title and a different pagination.

I am grateful to Dr. M. C. Saint Girons (Paris), Dr. A. M. Husson, and Prof. Dr. L. B. Holthuis (both at Leiden) for the help given.

References

Cabrera, A. (1961): Catalogo de los mamiferos de America del Sur. II. Rev. Mus Argentino Cienc. nat. B. Rivadavia (Zool.) **4**, 309—732.

Gervais, P. (1853): Remarques sur les Mammifères marins qui frequentent les côtes de la France et plus particulièrement sur une nouvelle espèce de Dauphins propre à la Méditerranée. Bulletin de la Société centrale d'Agriculture et des comices agricoles du département de l'Hérault (Montpellier), 40e année (Avril, Mai, Juin), 140—156.

Hershkovitz, Ph. (1966): Catalog of Living Whales. Bull. U. S. nation. Mus. **246**, 1—259.

True F. W. (1889): Contributions to the natural history of the cetaceans; a review of the family Delphinidae. Bull. U. S. nation. Mus. **36**, 1—192.

Author's address: Dr. P. J. H. van Bree, Institute of Taxonomic Zoology (Zool. Museum), University of Amsterdam, Plantage Middenlaan 53, Amsterdam 1004, The Netherlands

Ersatz des Milchschneidezahnes durch den Stoßzahn beim Indischen Elefanten, *Elephas maximus*

Von L. Dittrich

Eingang des Ms. 6. 4. 1973

Seit dem 18. Jahrhundert hat der eigentümliche Backzahnwechsel sowie die Genese und Morphologie der Elefantenmolaren Interesse erweckt und den Streit der Meinungen entfacht. Inzwischen sind wir über den Bau der Molaren und durch neue Untersuchungen an Schädeln, aber auch durch länger andauernde Beobachtungen von in der

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 58—64
© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Obhut des Menschen befindlichen Elefanten beider Arten über den zeitlichen Ablauf des Wechsels der Backzähne hinreichend unterrichtet. Es sei hier auf die Arbeiten von GÜNTHER (1953), JOHNSON und BUSS (1965), LANG (1965), LAWS (1966), MORRISON-SCOTT (1947) und VERHEYEN (1960) hingewiesen.

Über die Frage, ob die Stoßzähne der Elefanten, sofern sie ausgebildet werden, Milchzahn-Vorgänger haben oder nicht, ist die Diskussion aber noch nicht abgeschlossen.

Schon CORSE (1799), der mehr als zehn Jahre lang in Indien Material und Informationen über den Indischen Elefanten gesammelt hat, beschrieb nach Schädeluntersuchungen und nach der Beobachtung lebender Tiere auch die Zahnungsverhältnisse beim Indischen Elefanten. Nach seiner Darstellung wird in beiden Zwischenkiefern männlicher Elefanten je ein 6 cm langer, d. h. also funktionsloser Milchzahn, der einem Schneidezahn entspricht, ausgebildet. Zur Zeit der Geburt des Elefanten soll seine bogenförmig geschwungene Wurzel bereits geschlossen und die Zahnkrone etwa am Zahnhals schon korrodiert sein. Zwischen dem 5. und 7. Monat sollen diese Milchzähne durch das Zahnfleisch stoßen. Bereits in dieser Zeit haben sich dann medial davon die Stoßzähne gebildet. Ungefähr im 13. oder 14. Monat, wenn ihre Wurzeln fast völlig resorbiert sind, fallen die Milchschneidezähne aus. Bald darauf sollen dann die Stoßzähne durch das Zahnfleisch stoßen. CORSE belegt seine Ausführungen durch eine sehr detaillierte Zeichnung eines Schädels von einem Neonatus sowie von isolierten Milchschneidezähnen. Diesen Darlegungen gäbe es an sich nichts hinzuzufügen, wäre nicht das Vorkommen von Milchschneidezähnen, die wegen ihrer Kleinheit äußerlich niemals sichtbar werden und die Zahntasche, die Rüssel und Oberlippe bilden, nicht überragen, gelegentlich bezweifelt worden. Schon SANDERSON (1878), der sich in Indien ebenfalls mehr als zehn Jahre vor allem für Elefanten interessierte, dessen Angaben aber weniger auf eigenen Beobachtungen und Schädelstudien, als vielmehr auf Informationen indischer Elefantenführer beruhen, weist die Angaben CORSES zurück und bestreitet das Vorkommen von Milchschneidezähnen. Jüngst hat LANG (1965) nach Beobachtung eines jungen männlichen Indischen Elefanten und mehrerer Afrikanischer beiderlei Geschlechts sowie nach einer Röntgenaufnahme von einem hier im Zoo Hannover tot geborenen männlichen Indischen Elefanten die gleiche Meinung wie SANDERSON in dieser Zeitschrift geäußert.

Außer der Angabe von CORSE (1799) sind aber in der Literatur mindestens achtmal von Indischen und dreimal von Afrikanischen Elefanten Milchschneidezähne beschrieben, meist auch gezeichnet bzw. in neueren Arbeiten auch fotografisch bzw. röntgenografisch belegt worden (BOAS, PAULLI 1925; BOLK 1919; CAMPER 1803; DERANIYAGALA 1955; DRIAK 1935; EALES 1926; LÖNNBERG 1905; RÖSE 1893; TASUMI 1964), wobei ich keinswegs sicher bin, die gesamte Literatur bzw. alle unabhängig voneinander gegebenen Darstellungen von Milchschneidezähnen der beiden Elefantenarten erfaßt zu haben.

Die ausgebildeten Milchschneidezähne des Indischen Elefanten werden von den Autoren stets völlig übereinstimmend beschrieben: Größe und Form, Zahnschmelzausbildung, Gestalt der Wurzel, vor allem das schon beim Neonatus geschlossene Foramen apicale und die zu dem Zeitpunkt schon beginnende Resorption am Zahnhals weisen diese Zähne deutlich als Milchzähne aus, nicht identisch mit den lebenslang mit offener Pulpa weiterwachsenden Stoßzähnen.

Faßt man die von den oben genannten Autoren an unterschiedlichen Entwicklungsstufen fötaler bzw. neonater Schädel gemachten Befunde unter Vernachlässigung der jeweils untersuchten rezenten Elefantenart zusammen, kann man die Darstellung von CORSE etwa wie folgt ergänzen.

Bei einem Fötus von einer Stirn-Steißlänge von 20 cm bildeten sich die Schmelzorgane für die Milchschneidezähne, gleichzeitig übrigens mit denen für die ersten drei

Molaren, d. h. für alle Milchmolaren (Bolk 1919). Bei einem Fötus einer Scheitel-Steißlänge von 22,5 cm ist die Krone der Milchschneidezähne ausgebildet, die Wurzel noch nicht mit Zement bedeckt. Die Milchschneidezähne erwiesen sich als stärker kalzifiziert als die Molaren dieses Stadiums (Eales 1926). Bei einem auf ein Alter von 11 Monaten geschätzten Fötus mit einer Länge von 56,5 cm ist die Krone der Milchschneidezähne mit Schmelz, ihre Wurzel mit Zement bedeckt, das Foramen apicale noch offen und damit das Wachstum der Wurzel noch nicht abgeschlossen (Driak 1935). Bei einem offenbar wenige Monate vor der Geburt stehenden Fötus haben die Milchschneidezähne den Kieferknochen noch nicht durchbrochen (Deraniyagala 1955) und bei einem Neonatus lagen die gleichen Verhältnisse vor, wie sie Corse beschrieben hatte (Deraniyagala 1955), d. h. die Milchschneidezähne sind zwar durch die Kiefer, nicht aber durch das Zahnfleisch gestoßen. Bei einem im Alter von 22 Tagen gestorbenen männlichen Elefanten ist die Wurzel der Milchschneidezähne — wie übrigens schon beim Neonatus — geschlossen und die Resorptionsvorgänge sind fortgeschnitten (Boas, Paulli 1925). Auch bei einem auf ein Vierteljahr geschätzten Elefanten sind die Milchschneidezähne noch nicht durch das Zahnfleisch gestoßen, die Anlagen der bleibenden Schneidezähne, der Stoßzähne noch nicht zu erkennen (Röse 1893).

Der Wechsel der Schneidezähne konnte bisher nur einmal an einem Schädel eines im Alter von 6 Monaten gestorbenen weiblichen Indischen Elefanten studiert werden (Tasumi 1964). Allerdings hatte schon Owen (1840/45) eine ähnliche zeichnerische Darstellung gebracht, die aber schon von Pohlig (1889) als eine nicht einer tatsächlichen Beobachtung entsprechenden Konstruktion klassifiziert wurde. Auf einer von Tasumi (1964) veröffentlichten Röntgenaufnahme ist deutlich zu sehen (Abb. 8), daß sich bei dem 6 Monate alten weiblichen Indischen Elefanten medial von den Milchschneidezähnen die Anlage des Ersatzzahnes, d. h. des Stoßzahnes, gebildet hat. Die Krone des Stoßzahnes ist eben dabei, den Knochen zu durchbrechen. Die Krone der Milchschneidezähne müßte bereits das Zahnfleisch durchstoßen haben. Die Resorption ihrer Wurzel ist sehr weit fortgeschritten, so daß der Milchschneidezahn sicher nicht mehr lange erhalten geblieben wäre, hätte das Elefantenkalb noch weiter gelebt.

Corse (1799) hatte ausgeführt, daß die Milchschneidezähne zwischen dem 5. und 7. Monat durch das Zahnfleisch brechen und etwa im 13. oder 14. Monat ausgestoßen werden. Deraniyagala (1955) hingegen meint, daß bei bestimmten männlichen Indischen Elefanten die Milchschneidezähne schon vom 6. Monat an ausgestoßen werden können, und er sieht einen Zusammenhang zwischen diesem Zeitpunkt und der Größe und Stärke der danach ausgebildeten Stoßzähne. Im ceylonesisch-indisch-hinterindischen Kulturraum werden die Elefanten nach bestimmten äußeren Merkmalen klassifiziert, die freilich nicht immer durch genetisch fixierte und erbliche Faktoren bedingt sind und somit weder unseren Rassen- noch Unterartdefinitionen entsprechen. So unterscheidet man in Asien zwei Elefantentypen nach Stoßzahnmerkmalen. Elefantenbullen mit sehr großen und schweren Stoßzähnen werden als „tuskers“ und solche mit schwächlich entwickelten oder gar ohne Stoßzähne als „tushes“ bezeichnet. Deraniyagala (1955) meint nun, daß bei den „tuskers“ die Milchschneidezähne schon im Alter von 6 Monaten ausfallen, bei den „tushes“ aber doppelt so lange erhalten bleiben. (Vom Elefantennachwuchs in europäischen Zoos wissen wir übrigens, daß ein stoßzahnloser Bulle durchaus der Vater eines wohlentwickelte Stoßzähne tragenden Sohnes werden kann, Dittrich 1967.)

Zieht man schließlich die Befunde, die an fossilen Elefantenarten gewonnen wurden, mit heran, ergibt sich, daß die beiden rezenten Elefantenarten die Milchschneidezähne zufolge alter Anlagen der Elefantenfamilie tragen und Deraniyagala (1955) schreibt mit Recht bei der Charakterisierung der Familienmerkmale der Elephantidae

Gray, 1821, hinsichtlich des Gebisses: „Upper incisors with enamel on milk teeth and sometimes at tips of permanent ones, no canines, molars with enamel more or less embedded in cement" ... usw. (p. 19).

In seiner Arbeit über „Zahnbeobachtungen bei Elefanten" hat nun LANG (1965) eine von einem im Zoo Hannover tot geborenen männlichen Indischen Elefantenkalb angefertigte Röntgenaufnahme veröffentlicht. Deutlich bilden sich darauf zwei kleine Schneidezähne ab, die in Form und Größe genau den schon von CORSE beschriebenen Milchschneidezähnen entsprechen. Da auf dem Röntgenbild keine weiteren Zahnanlagen im Zwischenkiefer zu sehen sind, wertete LANG diese Aufnahme und die ihm seinerzeit von mir mitgeteilte Beschreibung als Stütze für seine Ansicht, daß beim Indischen Elefanten im Zwischenkiefer kein Zahnersatz erfolgt und mithin die sich abzeichnenden Zähne bereits die Stoßzähne darstellen.

Da in der Folgezeit noch mehr Indische Elefanten im Zoo Hannover geboren wurden, ergab sich die Gelegenheit, die Zahnung weiter zu beobachten. Folgende Befunde wurden erhoben:

Bei 1,0 (Assam), geb. am 7. 3. 1970, brachen die Milchschneidezähne, nachdem sie bereits seit vielen Tagen unter dem Zahnfleisch zu ertasten waren, beidseits am 158. Lebenstag durch das Zahnfleisch. Ihre Krone hob sich in der Folgezeit nur wenig über das Zahnfleisch empor, die Zähnchen waren niemals sichtbar, sondern lagen tief verborgen in der Zahntasche, die Rüsselwand und Oberlippe bilden. Zunächst fühlte sich ihre Krone gerundet und glatt an, bald aber schrundig, gewissermaßen abgenutzt, obwohl die kleinen Zähne niemals mit einem Gegenstand in Berührung kommen konnten. Im zehnten Lebensmonat des Kalbes fielen beide Milchschneidezähne aus, und zwar links am 287. und rechts am 294. Tag. Die ausgestoßenen Zähnchen konnten nicht aufgefunden werden. Die Stoßzähne brachen rund 3 Monate später durch das Zahnfleisch, und zwar rechts am 375. und links am 377. Tag. Ihre Krone hatte zunächst etwa den Durchmesser der Milchzahnvorgänger, doch erschien sie nicht abgerundet, eher spitz. Am 443. Lebenstag wurde das Elefantenkalb abgegeben. Bis dahin hatten sich die Stoßzähne zwar schon deutlich weiter über das Zahnfleisch erhoben, waren aber noch immer tief in der Zahntasche verborgen und nicht sichtbar.

Bei 1,0 (Ramon), geb. am 7. 12. 1970, erschienen die Milchschneidezähne etwas später, und zwar links am 187. und rechts am 191. Tag. Beim Ertasten der Krone ließ sich kein Unterschied zu den Milchschneidezähnen des vorigen Elefanten-Kalbes feststellen. Leider wurde dieser Jungelefant schon an seinem 224. Lebenstag abgegeben. Die Milchschneidezähne waren zu diesem Zeitpunkt noch erhalten, fühlten sich aber gleichfalls bereits stark korrodiert an.

Schließlich stand uns noch ein im Zoologischen Institut der Tierärztlichen Hochschule Hannover präparierter Schädel eines im Zoo Hannover am 8. 2. 1968 geborenen und im Alter von 91 Tagen am 19. 5. 1968 zufolge einer Lungen- und Darmentzündung gestorbenen männ-

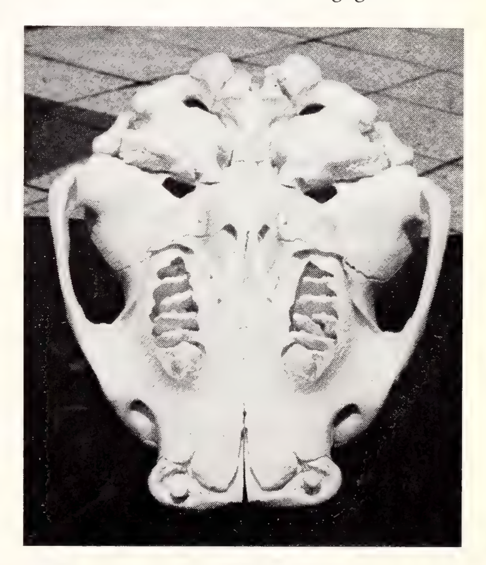


Abb. 1. Oberkiefer eines im Alter von 91 Tagen im Zoo Hannover verstorbenen männlichen Indischen Elefantenkalbes mit Milchschneidezähnen und den ersten beiden Prämolaren (Aufnahme L. DITTRICH)



Abb. 2. Unterkiefer des gleichen Elefantenkalbes mit den ersten beiden Prämolaren (Aufnahme L. Dittrich)

lichen Indischen Elefantenkalbes zur Ansicht zur Verfügung (Abb. 1 und Abb. 2). Die Condylobasal-Länge des Schädels betrug 26,8 cm. Die Milchschneidezähne waren deutlich zu erkennen. Beide zeigten auf der Kronenoberfläche leichte, an der Stelle des Überganges der Zahnkrone in die -wurzel außerordentlich starke Korrosionserscheinungen. Ihre Länge konnte, um die Zähne nicht zu beschädigen, nicht festgestellt werden. Der Durchmesser der Kronen ergab sich li.: med.-dist. 0,76 cm, lab. 1,03 cm; und re.: med.-dist. 0,75 cm und lab. 1,00 cm. Die Alveolen hatten einen Durchmesser von 2 bis 2,3 cm. Der Zwischenraum zwischen den beiden Milchschneidezähnen betrug 6,7 cm. Die Milchschneidezähne waren noch nicht durch das Zahnfleisch gestoßen.

Auf einer Röntgenaufnahme des Schädels markierten sich noch keine Anlagen für die Ersatzzähne.

Da Lang (1965) bei einem im Schweizer Nationalzirkus Gebr. Knie geborenen und dort künstlich aufgezogenen männlichen Indischen Elefantenkalb das Erscheinen von Milchschneidezähnen nicht feststellen konnte, wird deutlich, daß die Milchschneidezähne entweder nicht in allen Fällen durch das Zahnfleisch stoßen bzw. vielleicht auch nicht immer angelegt werden, wie auch die Ausbildung der Ersatz-Stoßzähne unterbleiben kann. Bei diesem Elefantenkalb erschienen die Stoßzähne dann im Alter von 22 Monaten.

Immerhin scheinen die Milchschneidezähne aber doch oft auch übersehen zu werden, sonst wären die von Sanderson (1878) zitierten Meinungen indischer Elefantenführer, die Deraniyagala (1955) noch einmal bekräftigt, nicht zu verstehen. Daß Lang (1965) allerdings bei den von ihm daraufhin untersuchten Afrikanischen Elefanten keine Milchschneidezähne, sondern nur die Ausbildung der Stoßzähne beobachten konnte, liegt am Alter der Tiere. Sie kamen erst im Alter von 12—14 Monaten — das Alter wurde geschätzt — in Gefangenschaft, zu einem Zeitpunkt also, an dem normalerweise die Milchzähne gerade ausfallen oder schon ausgefallen sind.

Abschließend seien noch einige Bemerkungen zur Ausbildung der ersten Backzähne beim Indischen Elefanten gemacht. Der erste Backzahn der Elefanten, nach heutiger Auffassung dem Milchbackzahn p2 der übrigen Säugetiere homolog, kann bereits von der 6. Lebenswoche an durch das Zahnfleisch stoßen und ist, wenn die Elefantenkälber 3 Monate alt sind, völlig in Stellung gegangen. Seine Krone von nur wenigen Quadratzentimetern Fläche gewinnt aber für den Kauakt der Elefantenkälber keine entscheidende Bedeutung, denn vom 5. Monat an erscheinen in allen Kiefern mehr und mehr die p3. Ihren weitaus breiteren und längeren Kronen kommt zweifellos die Hauptfunktion für das Kauen in den ersten Lebensjahren der Elefantenkälber zu. Indessen die p2 zu Beginn des ersten Lebensjahres ausfallen, sind die p3 bis zum 4. oder 5. Jahr in Funktion. Zumindest in der zweiten Hälfte des ersten Lebensjahres sind

also beim Indischen und wohl auch beim Afrikanischen Elefanten in allen Kiefern zwei Backzähne in Funktion. Bei allen im Zoo Hannover kontrollierten Elefantenkälbern erschienen die Backzähne des Oberkiefers vor den entsprechenden des Unterkiefers.

Von den Backzähnen des im Alter von 91 Tagen im Zoo Hannover verstorbenen männlichen Indischen Elefanten (Abb. 1 und 2) wurden folgende Maße genommen:

Erster Backzahn, p2, 5 Lamellen, Durchmesser der Krone: Oberkiefer li.: med.-dist. 2,14 cm, lab. 1,59 cm; re.: med.-dist. 2,28 cm, lab. 1,59 cm. Unterkiefer li.: med.-dist. ca. 2,2 cm, lab. ca. 1,6 cm; re.: med.-dist ca. 2,25 cm, lab. ca. 1,6 cm. Zweiter Backzahn, p3, in Bildung begriffen. Oberkiefer beidseits je 7 Lamellen, Unterkiefer beidseits je 8 Lamellen sichtbar. Nur die p2 des Oberkiefers waren mit den drei mittleren Lamellen durch das Zahnfleisch gestoßen.

Zusammenfassung

Die Beobachtung zweier im Zoo Hannover geborener männlicher Indischer Elefanten ergab die Ausbildung von Milchschneidezähnen am Ende des 5. bzw. 6. Lebensmonats (am 158. bzw. 187. und 191. Tag). Bei einem Elefantenkalb konnte der Ausfall der Milchschneidezähne am 287. und 294. Tag und der Durchbruch der Ersatzzähne = Stoßzähne am 375. und 377. Tag verfolgt werden. Abb. 1 und 2 zeigen das Gebiß eines im Alter von 91 Tagen im Zoo Hannover gestorbenen männlichen Indischen Elefanten mit den Milchschneidezähnen im Zwischenkiefer. Aus der Literatur werden acht Darstellungen von Milchschneidezähnen von Föten bzw. Neonaten angeführt.

Summary

Replacement of the deciduous incisor by the tusk in the Indian elephant, Elephas maximus

Observations on two male Indian elephants, born at the Hannover Zoo, reveal the development of milk-incisors at the end of the 5th resp. 6th month (on the 158th resp. 187th and 191st day of lafe). One of these elephant calves lost the milk-incisors on the 287th and 294th day and its permanent milk incisors, the tusks erupted on the 375th and 377th day. Figs. 1 und 2 show the teeth of a male Indian elephant which died at the Zoo at the age of 91 days. The milk-incisors are seen. From the literature 8 descriptions of milk-incisors are given.

Literatur

Boas, J. E. V.; J. Paulli (1925): The Elephants Head: Studies in the comparative anatomy of the organs of the head of the Indian elephant and other mammals. **II.** Copenhagen.

Bolk, L. (1919): Odontologische Studien III. Zur Ontogenie des Elefantengebisses. Jena: G. Fischer Verlag.

Busk, G. (1868): Description of remarks of 3 extinct specimen of elephants. Trans. Zool. Soc., London.

Camper, P. (1803): Description anatomique d'un éléphant mâle. Oevres de P. Camper, II, Paris.

Corse, J. (1799): Observations of the different species of Asiatic Elephants and their mode of dentition. II. Phil. Trans. Roy. Soc., London.

Deraniyagala, P. E. P. (1955): Some extinct elephants, their relatives and the two living species. Ceylon Nat. Mus. Publ. Colombo; Government Press.

Dittrich, L. (1967): Beitrag zur Fortpflanzung und Jugendentwicklung des Indischen Elefanten, *Elephas maximus,* in Gefangenschaft mit einer Übersicht über die Elefantengeburten in europäischen Zoos und Zirkussen. D. Zool. Garten (NF), Leipzig, **34**, 56—92.

— (im Druck): Beobachtungen zum Milchzahndurchbruch beim Spitzmaulnashorn *Diceros bicornis* (L.). Säugetierkdl. Mitt., München.

Driak, F. (1935): Studium der Zahnanlagen an einem Fötus von *Elephas indicus.* Gegenbaurs Morph. Jb. **75**, 1—15.

Eales, N. B. (1926): The Anatomy of the Head of a Foetal African Elephant, *Elephas africanus (Loxodonta africana).* Trans. Roy. Soc., Edinburgh, **54**, 491—551.

Godman, J. D. (1830): Amer. Phil. Transact., Philadelphia, **3**. (Zit. nach Röse 1893).

Guenther, E. W. (1955): Mißbildungen an den Backenzähnen diluvialer Elefanten. Meyniana 4, 12—36.

JOHNSON, O. W.; BUSS, I. O. (1965): Molariform teeth of male african elephants in relation to age, body dimensions and growth. J. Mammal., Lawrence, **46**, 373—384.

LANG, E. M. (1965): Zahnbeobachtungen bei Elefanten. Z. Säugetierkunde, Hamburg, **30**, 287—297.

LARTERT, E. (1859): Sur la dentition des proboscidiens fossilis et sur la distribution géographique et stratisgraphique de leurs dibris en Europe. Bull. Soc. Géol. France.

LAWS, R. M. (1966): Age criteria for the african elephant. East Afr. Wildl. J., Nairobi, **4**, 1—37.

— (1969): The Tsavo Research Project. J. Reprod. Fert. Suppl. **6** *(Biology of Reproduction* in Mammals) 495—531.

LÖNNBERG, E. (1905): Demonstration eines Fötus vom westafrikanischen Elefant. Compt. Rend. 6. Int. Congr. Zool., Bern 1905, 323—326.

MORRISON-SCOTT, T. C. S. (1947): A revision of our knowledge of African Elephant's teeth, with notes on Forest and „Pygmy" Elephants. Proc. Zool. Soc., London, **117**, 505—527.

OWEN, R. (1840/45): Odontography, Treatise on the comparative anatomy of the teeth. London 2 vol.

POHLIG, H. (1889): Dentition und Kraniologie des *Elephas antiquus* Falc. Nova Acta Leop. Carol., Halle, **53**, 1.

RÖSE, C. (1893): Über den Zahnbau und Zahnwechsel von *Elephas indicus.* Morphol. Arbeiten, hrsg. von G. SCHWALBE, Jena, **3**, 173—192.

SANDERSON, G. P. (1878): Thirteen Years among the Wild Beasts of India : their haunts and habits from personal observations with an account of the modes of capturing and taming elephants. London.

SCHAUB, S. (1948): Das Gebiß der Elefanten. Verh. d. Naturf. Ges. Basel, **59**, 89—112.

TASUMI, M. (1964): The cheek teeth of a young Indian elephant. Mammalia, Paris, **28**, 381—396.

VERHEYEN, R. (1960): Sur la morphologie et le remplacement des molaires chez l'éléphant d'Afrique *(Loxodonta).* Bull. Inst. Roy. Sci, Nat. Belg. Brüssel, **36**, 1—18.

Anschrift des Verfassers: Dr. LOTHAR DITTRICH, D-3000 Hannover,
Adenauer-Allee 3, Zoologischer Garten

BEKANNTMACHUNGEN

48. Hauptversammlung der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde e. V."

Vom 23. bis 27. September 1974 findet in Antwerpen die 48. Hauptversammlung der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" statt. Vortragsanmeldungen nimmt die Geschäftsstelle schon jetzt gerne entgegen; damit sie ins Programm aufgenommen werden können, müssen sie spätestens am 1. Juli 1974 vorliegen.

Verlegung der Geschäftsstelle der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde e. V."

Wegen des Umzuges des Geschäftsführers wird die Geschäftsstelle der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" Ende Januar 1974 nach Göttingen verlegt. Die neue Anschrift des Geschäftsführers lautet:

Prof. Dr. HANS-JÜRG KUHN
Anatomisches Institut der Universität
D-34 Göttingen, Kreuzbergring 36

Einblick in die Urnatur des Pferdes
gibt das kürzlich erschienene, reich illustrierte Werk:

Wildlebende Pferde

Von Gerhard Kapitzke

1973. 168 Seiten mit 170 Abbildungen, zum Teil vierfarbig, und 35 Zeichnungen. Lexikonformat 20,5×27,3 cm. Ganzleinen 78,— DM

Das Interesse am Pferd hat sich in unseren Tagen grundlegend gewandelt: Während wirtschaftliche Erfordernisse zurücktreten, wächst mit dem weiteren Vordringen der Technik bei vielen Menschen der Wunsch nach mehr Begegnung und Umgang mit Tieren. Die Beschäftigung mit dem Pferd, das über ein noch ursprüngliches Naturell verfügt, kommt diesem emotionellen Bedürfnis in besonderem Maße entgegen. Doch muß der weitgehend der Natur entfremdete Mensch sich meist erst wieder bewußt werden, daß alle Lebensäußerungen des Pferdes von ererbten Verhaltensweisen bestimmt werden. Hierzu vermittelt der Autor wichtige Erkenntnisse, die er durch intensive Beobachtung freilebender Pferde gewonnen hat. Wer es lernt, mit ihrer Hilfe besser auf das Wesen des Pferdes einzugehen, wird als Erzieher und Reiter erfolgreicher sein, weil er bei den Pferden weniger Widerstände zu überwinden braucht.
In allen heutigen Pferderassen wirkt das die Verhaltensweisen ganz unterschiedlich prägende Erbe der vier Urwildpferde – Urpony und Tundrenpony, Ramskopf-Pferd und Urvollblüter — nach. Deshalb werden Lebensbedingungen, morphologische Merkmale und typische Eigenschaften dieser vier Pferdeahnen beschrieben und die Verbindungslinien zu den heute in Europa noch wildlebenden Pferden untersucht. Kapitzke hat die entsprechenden Standorte in Exmoor, auf Island, in Dülmen, der Camargue und in Connemara besucht und dort aufschlußreiche Verhaltensstudien getrieben. Sie haben ihren Niederschlag in diesem Buch gefunden, dessen reiche Bebilderung den Text vorzüglich unterstützt.

Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Tiere

Von Prof. Dr. Rolf Siewing, Erlangen–Nürnberg

1969. 531 Seiten mit 1300 Abbildungen. In Ganzleinen 64,— DM

„Es gibt Lehrbücher, die sind gut, wertvoll, notwendig oder nützlich. Das Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Tiere von Professor Rolf Siewing aber ist darüber hinaus ein kostbarer Besitz. 1300 Abbildungen im Text und auf 200 Tafeln heben das ganz auf Kunstdruckpapier produzierte Werk aus dem Rahmen der üblichen Lehrbücher heraus. Eine große verlegerische Leistung im Dienste der Wissenschaft.
Die Entwicklungsgeschichte von der einfachen Furchung bis zu den komplizierten Entwicklungsvorgängen embryonaler Stadien der hochentwickelten Organismen wird bei Wirbellosen und Wirbeltieren bis hin zum Menschen dargestellt. Damit unterscheidet sich das Werk von früheren Büchern ganz erheblich.“ *Zoologischer Zentralanzeiger*

„Sicher sollte der Benutzer des Buches schon die Grundzüge der Zoologie kennen und auch einen ersten Einblick in den Ablauf der Einzelentwicklung bei den Hauptgruppen des Tierreichs gewonnen haben, bevor er zu diesem überaus anregenden Buch greift. Dann aber wird er erschöpfend informiert über Einzeltatsachen, großlinige Probleme und theoretische Fragen bis hinein in den philosophischen Bereich der Biologie.“ *Biologische Rundschau*

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 128,— DM zuzügl. amtl. Postgebühren. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 23,50 DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder beim Verlag Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden.
Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde“ erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Die Säugetiere Europas

Westlich des 30. Längengrades. Ein Taschenbuch für Zoologen und Naturfreunde. Von FREDERIK H. VAN DEN BRINK. Übersetzt von Dr. THEODOR HALTENORTH, München. 2., neubearb. Aufl. 1972. 217 Seiten und 32 Tafeln; 470 Abbildungen, davon 163 farbig nach Originalen von PAUL BARRUEL, im Text und auf Tafeln. Leinen 34,— DM

Alle in Europa westlich des 30. Längengrades freilebenden Säugetiere werden nach der bewährten Darstellungsweise von Peterson auf vorzüglichen, zumeist farbigen Tafeln abgebildet. Der auf das Wesentliche beschränkte, durch 135 Verbreitungskarten ergänzte Text macht mit den für die Bestimmung wichtigsten Kennzeichen, mit leicht zu verwechselnden Arten sowie mit Gewohnheiten, Lebensraum und Verbreitung der behandelten Arten vertraut.

„Das wunderschöne Buch, das als wissenschaftliche Leistung soviel Respekt abfordert, gehört in die Hände eines jeden Naturfreundes, Gelehrten oder Laien, mit der berechtigten Hoffnung, daß die Säugetierkunde auch noch manch anderem liebzuwerden vermag'.“ *Säugetierkundl. Mitt.*

Säugetiere Afrikas

Ein Taschenbuch für Zoologen und Naturfreunde. Von Prof. Dr. JEAN DORST und PIERRE DANDELOT, beide Paris. Aus dem Englischen übersetzt und bearbeitet von Prof. Dr. HERWART BOHLKEN und Dr. HANS REICHSTEIN, beide Kiel. 1973. 252 Seiten und 44 Farbtafeln; 524 Abbildungen, davon 293 farbig, im Text und auf Tafeln. Leinen 36,— DM

Der handliche Feldführer ermöglicht die Bestimmung von über 230 südlich der Sahara vorkommenden Säugetierarten, von denen die meisten auf Tafeln farbig abgebildet und im Text eingehend beschrieben werden. Weitere biologische Informationen betreffen Verhalten, Ernährung, Feinde, Tragzeiten, Wurfgrößen und Fortpflanzungsperioden. 214 Arealkarten zeigen die Verbreitungsgebiete. Ein nützliches Nachschlagewerk für Zoologen und Safariteilnehmer.

„Das beste und übersichtlichste Buch über die Säugetiere Afrikas, das man sich vor einer Afrikareise kaufen kann.“ *DJV-Nachrichten*

Säugetiere und seltene Vögel in den Nationalparks Ostafrikas

Ein Taschenbuch für Zoologen und Naturfreunde. Von JOHN G. WILLIAMS. Aus dem Englischen übersetzt und bearbeitet von Dr. WALBURGA MOELLER, vorm. Erlangen-Nürnberg, unter Mitarbeit von HANS E. WOLTERS, Bonn. 1971. 351 Seiten mit 22 Kartenskizzen und 32 Tafeln; 387 Abbildungen, davon 203 farbig, im Text und auf Tafeln. Leinen 38,— DM

„Ein Naturfreund, der Tierreservate in Kenia, Tansania oder Uganda bereist, wünscht sich ein zuverlässiges Taschenbuch mit Übersichtskarten der Nationalparks und Wildschutzgebiete, geschichtlichen und touristischen Informationen, Artenlisten, Bestimmungsschlüsseln und naturgetreuen Abbildungen der Tiere. Das alles bietet der handliche Feldführer. Er ist dem Touristen und Zoologen für die Planung, Durchführung und Auswertung seiner tierkundlichen Safari nach Ostafrika zu empfehlen.“ *Wissenschaftlicher Literatur-Anzeiger*

Die Wirbeltiere des Kamerungebirges

Unter besonderer Berücksichtigung des Faunenwechsels in den verschiedenen Höhenstufen. Von Prof. Dr. MARTIN EISENTRAUT, Bonn. 1963. 353 Seiten mit 52 Abbildungen und 79 Tabellen. Leinen 75,– DM

„Jedem Zoologen, der sich mit tiergeographischen, ökologischen und auch systematischen Problemen beschäftigt, sind ‚Lokalfaunen' ein unentbehrliches Rüstzeug. Eisentrauts Werk ragt aus der Fülle der faunistischen Spezialliteratur weit hervor. Es wurde sowohl das Material mehrerer eigener Forschungsreisen als auch reichhaltiges Sammlungsmaterial verwertet und die verstreute gebietsbezogene Literatur erschöpfend einbezogen.“ *Naturw. Rundschau*

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Mammals

C 22209 F

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

Herausgegeben von: P. J. H. van Bree, Amsterdam — W. Fiedler, Wien — W. Herre, Kiel — K. Herter, Berlin — H.-G. Klös, Berlin — H.-J. Kuhn, Frankfurt a. M. — B. Lanza, Florenz — T. C. S. Morrison-Scott, London — H. Nachtsheim, Berlin — J. Niethammer, Bonn — H. Reichstein, Kiel — D. Starck, Frankfurt a. M. — F. Strauss, Bern — E. Thenius, Wien — W. Verheyen, Antwerpen

Schriftleitung M. Röhrs, Hannover — H. Schliemann, Hamburg

39. BAND · HEFT 2

April 1974



VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Inhalt

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts and by Current Contents (Series Agriculture, Biology and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

Herausgeberschaft und Schriftleitung: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Herrn Prof. Dr. Manfred Röhrs, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule, 3000 Hannover, Bischofsholer Damm 15. Korrekturfahnen bitten wir z. Hd. Herrn Prof. Dr. Harald Schliemann, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität, 2000 Hamburg 13, Papendamm 3, zurückzusenden.

Manuskripte: Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse von wenigen Zeilen in deutscher und englischer Sprache sowie eine englische Übersetzung des Titels anzufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerographie, Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe des zwischen der Inkassostelle für urheberrechtliche Vervielfältigungsgebühren und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Gesamtvertrages vom 15. 7. 1970 zu behandeln.

Sonderdrucke: An Stelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Alle Rechte, auch die der Übersetzung, des Nachdrucks, der photomechanischen Wiedergabe und der Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen sind vorbehalten. Gewerblichen Unternehmen wird jedoch die Anfertigung einer photomechanischen Vervielfältigung von Beiträgen oder Beitragsteilen für den innerbetrieblichen Gebrauch durch Photokopie, Mikrokopie und dergleichen nach Maßgabe des zwischen der Inkassostelle für urheberrechtliche Vervielfältigungsgebühren und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Gesamtvertrages vom 15. 7. 1970 gegen Bezahlung der dort vorgesehenen Gebühr bis zu drei Exemplaren gestattet. Die Vervielfältigungen haben einen Vermerk über die Quelle und den Vervielfältiger zu tragen, und die in dem Gesamtvertrag vorgesehene Gebühr ist an die Inkassostelle für urheberrechtliche Vervielfältigungsgebühren GmbH, 6 Frankfurt/M. 1, Gr. Hirschgraben 17/21, zu entrichten. Erfolgt die Gebührenentrichtung durch Wertmarken der Inkassostelle, ist je Druckseite und Exemplar eine Marke im Wert von 0,40 DM zu verwenden.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 128,— DM zuzügl. amtl. Postgebühren. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 23,50 DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder beim Verlag Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden.
Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin. — Printed in Germany by C. Beckers Buchdruckerei, Uelzen.

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 65—128
ISSN 0044—3468 / ASTM-Coden: ZSAEA 7 39 (2) 65—128 (1974)

Observations of enclosed and free-ranging grey kangaroos *Macropus giganteus*

By T. R. Grant

Department of Zoology, University of Sydney, Sydney, Australia

Receipt of Ms. 3. 3. 1973

Introduction

The eastern grey kangaroo, *Macropus giganteus,* is a species of large kangaroo which inhabits the forests of coastal and inland eastern Australia from Queensland to Tasmania.

Work has been carried out on various aspects of the ecology of the species (e. g. Kirkpatrick, 1965 a, b) and the reproductive biology has been investigated (Kirkpatrick, 1965 c; Poole and Pilton, 1964, and Clark and Poole, 1967). Apart from some casual observations by Caughley (1964) and a popular book by Breedon and Breedon (1967), little has been done concerning the behaviour of the grey kangaroo in the wild, although aggressive interactions of a group of zoo animals were studied by Germann-Meyer and Schenkel (1970).

Caughley (1964) and Kirkpatrick (1966) maintained that sociality in the species was restricted to the relationship between the mother and her young. The present study was initiated in an attempt to elucidate further the social organisation in this species which is described as *gregarious* by several authors (e. g. Marlow, 1962). This paper describes the general behaviour of the grey kangaroo in captivity and in the field, and a more detailed account of sociality in the species is considered elsewhere (Grant, 1973).

Materials and methods

In order to gain some basic, quantitative and descriptive data on the behaviour of the eastern grey kangaroo *(Macropus giganteus)* observations were carried out on both captive and free-ranging animals.

Seven adult kangaroos (1 male and 6 females) were observed for 12—14 hours at a time, making up 5 complete 24 hours periods during: June-July, 1971; September-October, 1971; January—February, 1972.

These animals were kept in an enclosure of approximately 550 m square at the Cowan Field Station of the University of New South Wales. They were fed lucerne hay and poultry pellets from separate food hoppers in the enclosure and were watched from an observation tower situated a few yards from the enclosure.

During the night hours dim lighting was supplied by three red filtered, 200 watt lamps placed around the fence of the pen. The animals were fitted with white collars which allowed them to be seen more easily. Reflective symbols (Ealey, Dunnett, 1965) rivetted to these facilitated rapid individual recognition.

The captive females were checked monthly for pouch young and these were aged from the measurements of the hind feet and tail (Kirkpatrick, 1965 b). Two young vacated the pouch during January of 1972 but one of these had to be destroyed in early February.

Only one of the adults had been reared by its mother. The rest had been reared at the field station or elsewhere but were not tame.

In the field a group of 13 to 23 kangaroos were observed when they were feeding on a small grassy flat in the Nadgee Nature Reserve on the south coast of N.S.W. (approx.

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 65—78
© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

37° 25' S 49° 58' E). The group consisted of 3 mature females, 3 young at foot and a variable number of mature males. Observations were made using 7 × 50 field glasses and although none of the animals were marked most could be recognised individually by their natural markings, coat colour and size. The full moon provided most of the light necessary for night observations and additional light was supplied from a redfiltered spotlight. As in the work with the captive group, data was recorded on a portable tape recorder or check sheets.

Various aspects of behaviour were recorded at intervals of 15 minutes. The number of animals feeding within each 15 minute period was noted in the wild as well as in the captive group, but in general observations were scored and timed in the field as they occurred.

Results and discussion

1. Maintenance and general activities

The times spent in a variety of activities by animals in captivity are shown in Table 1.

Table 1

Percentage time spent in various activities by the captive group of kangaroos

	June—July 1971		Sept.—Oct. 1971		Jan.—Feb. 1972	
	Day	Night	Day	Night	Day	Night
Feeding	25.8	25.2	17.4	24.3	12.6	28.5
Drinking	1.3	1.0	0.8	0.8	0.5	0.8
Moving	3.0	3.3	1.7	2.0	0.0	0.0
Grooming	6.3	7.0	7.9	4.4	1.4	2.5
Standing	1.9	0.9	0.1	0.0	0.0	0.0
Crouching	66.8	77.1	60.3	74.5	59.9	77.5
Lying	30.4	14.4	35.9	23.1	40.0	22.3

Crouching and lying, which are mutually exclusive, were the most common activities of the animals at all seasons. Crouching was a posture in which an animal was inclined below the vertical (standing). A number of positions were covered by this criterion which included a low crouch, with the front paws on or near the ground, a medium crouch which was the most common posture adopted and the high crouch, taken up when the animal was alerted. Standing was generally adopted after the initial high crouch, and what could be called high standing was adopted just prior to flight. When high standing, the animal was raised onto its "tip-toes", as sometimes occurred while stretching for food at the feeding hopper (Fig. 1b).

Lying generally occurred during the heat of the day when animals either basked in the sun (winter) or lay in the shade (summer). The most common lying position was with the head raised, or even with the whole body raised up on the fore paws (Fig. 1a). Occasionally, however, the head was laid on the outstretched fore paws. Animals closed their eyes in this position for brief periods both at night and during the day. Some of the captive kangaroos also closed their eyes and appeared to sleep in the low crouch position. Fig. 1 shows a number of the stationary positions taken up by the animals in captivity and in the field.

The higher percentage of time spent in lying down during the day as against that at night suggested response to sunlight or temperature and the higher values in spring and summer tend to substantiate this suggestion.

Animals were not usually seen during the day in the field and this alone suggests the existence of a similar pattern of activity to that seen in captivity, with animals

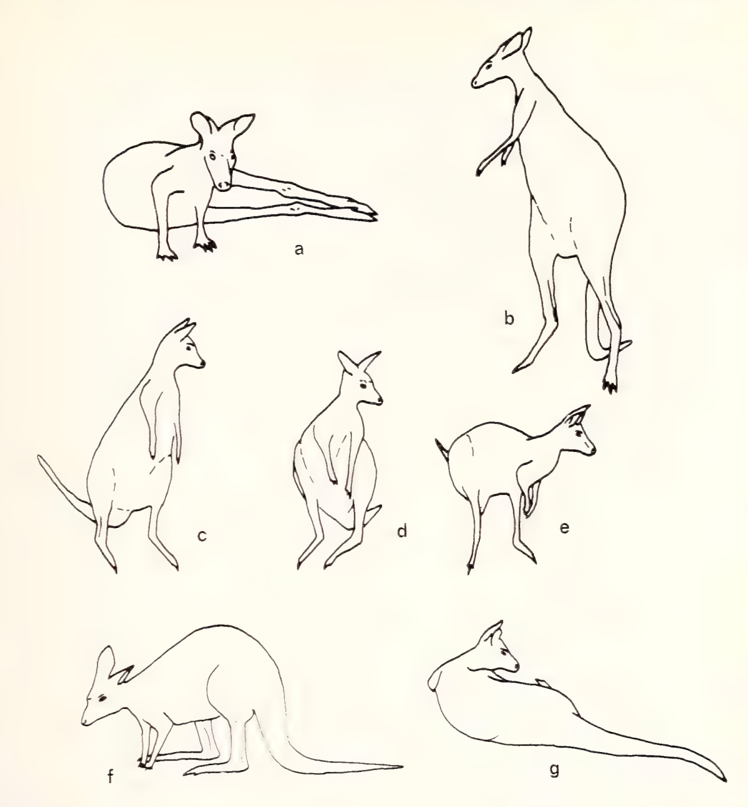


Fig. 1. Stationary positions adopted be grey kangaroos. a = lying with chest and head held up; b = high standing; c = standing; d = high crouching; e = intermediate crouching; f = crouching; g = lying with head up

resting in the bush during the middle of the day and coming out to feed around dusk. Fig. 2 shows the crepuscular feeding pattern seen in both groups. The figures for the field never show 100 %, only because all the animals were not visible at all times. The bimodality shown in the enclosures is probably only an artifact produced by the localisation of food sources. In general the patterns are similar, although the wild animals began feeding later than those in captivity. The decrease in time spent in feeding during the day from winter through to summer (Table 1) in the captive group indicate the influence of weather (especially temperature and sunlight) on the diurnal patterns of activity of this species.

Drinking showed no particular pattern in any of the seasons but as summer temperatures in 1972 seldom rose above 30° C it is probable that stress due to evaporative water loss never became severe enough to allow any pattern to emerge during the study.

Micturation occurred in a relatively random fashion but defaecation tended to occur predominantly at feeding places, in the field and in captivity. Little fouling of lying places was observed.

Grooming of the shoulders and neck was carried out mostly by the use of the syndactylus claws of the hind feet, while the animal was crouching or lying on its side. The rest of the trunk was groomed with the fore paws in conjunction with the teeth and tongue. As an animal lay on its side the lower parts of the tail and hind limbs were commonly attended to while being held by the fore paws (Fig. 3b).

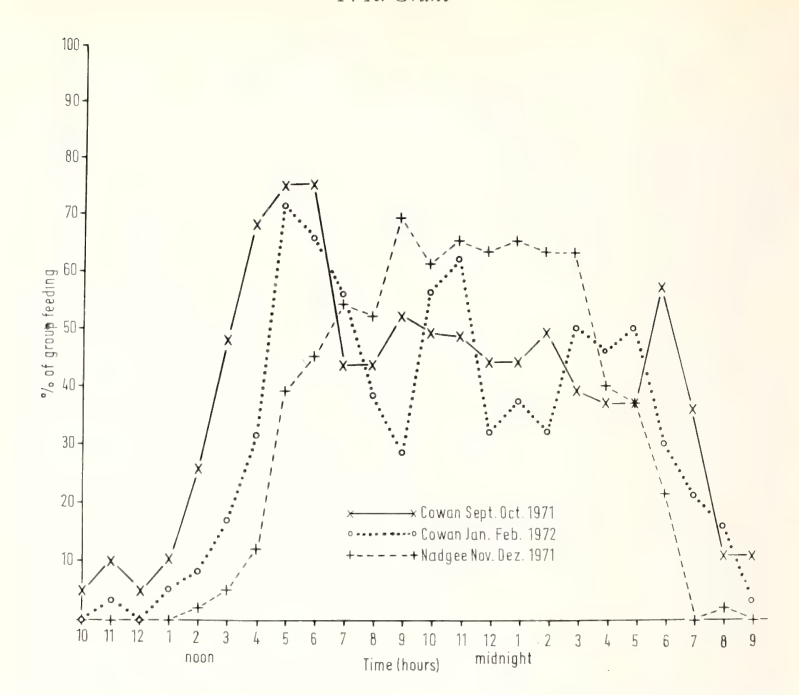


Fig. 2. The mean daily feeding pattern of the captive group of kangaroos during spring and summer and that of the free-ranging group during early summer

Sitting with the tail between the legs was not seen in the animals studied, except in the case of a single male in the field which chewed the tip of his tail in this manner. RUSSELL (1970 a) recorded tail grooming by this method during normal grooming in captive red kangaroos and SHARMAN and CALABY (1964) noted it in pouch cleaning and during birth in the female of the same species.

Females in the yards were seen scratching their chests in exaggerated upward strokes (Fig. 3f) with the whole body arched backwards. This was observed to a lesser extent in wild animals and could possibly be an example of the ritualisation of a groom-activity although its function as a signal is not immediately clear.

Pouch cleaning occurred in all females to varying extents but appeared to be more pronounced in those with pouch young (if pouch cleaning was random in the 66 observations of it for 6 females in the yards in the winter of 1971 the expected would be 11 each; $X^2 = 22.13$, for 5 degrees of freedom $p = < 0.001$). It was interesting to note that female No. 4 in the yards had a pouch young in June but not in July and out of 100 observations of pouch cleaning in this animal only 2 were in July. SHARMAN and CALABY (1964) noted increased cleaning activity in red kangaroos just prior to birth and POOLE and PILTON (1964) indicated similar observations in their study of the grey kangaroo. There are therefore probably three intensities of pouch cleaning behaviour in kangaroos associated with stages of reproduction, the highest intensity being just prior to the birth of the pouch young and the lowest when no young is present in the pouch.

During pouch cleaning the mother was seen to hold out the pouch with one fore paw and to insert her muzzle, while apparently bracing herself by holding the other fore paw in behind her buttock (Fig. 3c). Unlike the red kangaroo the grey kangaroo did not hold the sphincter muscle of the pouch open with both fore limbs (RUSSELL, 1970).

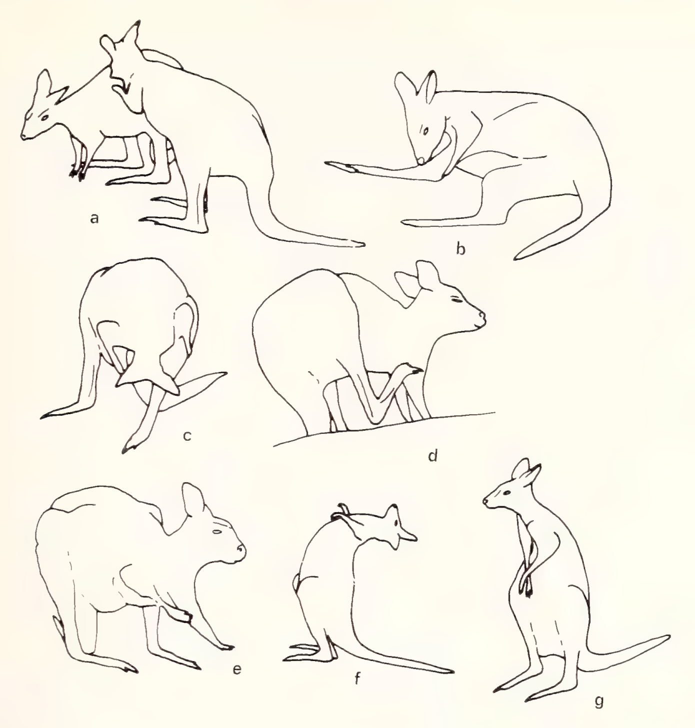


Fig. 3. Grooming behaviour of the grey kangaroo. a = one female grooming the back of another; b = most common manner of grooming hind limbs; c = pouch grooming (note only one fore paw holding pouch open); d = grooming shoulder; e = scratching fore lib; f = "exagerated" chest grooming; g = grooming of lower abdomen

Mutual grooming and grooming of one animal by another (allo-grooming) occurred between mothers and their young in both situations. In the captive group some adult animals regularly groomed each other (see below).

The low percentage of time spent in movement indicated the sporadic nature of movement which was seen in the yards. In the field the animals moved about much more as they went about the process of grazing. Grazing did not appear to be systematic, and the kangaroos moved variable distances during feeding on consecutive nights. No pattern of usage of specific parts of the feeding area at Nadgee was apparent.

2. Sexual activity

Sexual interactions occurred quite frequently in the captive and field groups of kangaroos. Copulation was only seen once and it appeared that sexual activities occurred at varying intensities whether or not the female was in oestrus. A normal sequence of a sexual interaction can probably be categorised into the stages described for the red kangaroo by Sharman and Calaby (1964); i. e. investigation, following and copulation. A typical sequence can be described thus:

a. The male approached the female (usually with his penis erect) and either
b. sniffed her genital regions while standing beside her or
c. moved in front of her and rubbed his chest on her head, or grasped her head and forced it against his chest (chesting).
d. If the latter occurred the female sometimes pawed at the chest of the male or groomed his chest and neck.

e. After this the male normally moved behind the female and began patting the tip (in the wild) or the butt (in the pens) of her tail (tail patting).
f. In response to this the female moved away in short bounds and the male followed and persisted with the tail patting (following).
g. This following was often quite prolonged and lasted up to 30 minutes in the field on several occassions, with the animals moving at the run over a considerable area.
h. Following was normally terminated by the male.
i. In the copulation observed the male stood astride the female from behind and held her deep in the thighs in much the same way as described by Sharman and Calaby (1964) for the red kangaroo. The male remained mounted for 10 minutes and the copulation was terminated by the female rearing up. No further activity occurred but the appearance of a new young in the pouch of the female 30—40 days later suggested that the copulation had been successful.
j. soft "clucking" vocalisations by the male accompanied all sexual activities.

In the captive group the sexual activities of the male did not seem to bear any relationship to the reproductive condition of the female. Vaginal smears were not done but inferences could be made about the females from the presence, absence or state of development of the pouch young. For example female No. 7 was involved in the most sexual interaction in September of 1971 (52). At this stage she had a pouch young of 240 days and as oestrus does not recommence until 2—4 weeks after permanent vacation of the pouch (Poole, Pilton, 1964; Kirkpatrick, 1965; Clark, Poole, 1967) it is very unlikely that this female was in oestrus during September. On the other hand at this time female No. 8 had little contact with the male (10) but obviously came into oestrus at that time as one of the interactions resulted in a successful copulation.

Poole and Pilton (1964) suggested that pouch cleaning increased in the female grey kangaroo just prior to oestrus. In this study no correlation could be found between ranked sexual activity in the captive females and ranks of observed pouch cleaning (Table 2). During the period in which female No. 8 came into oestrus she ranked last in the recorded instances of pouch cleaning, suggesting that this is probably not a satisfactory indication of the approach of oestrus in the grey kangaroo.

In the group at Nadgee association between males and females was correlated (Table 3) to sexual activity, suggesting that sexual association may have been the strongest bond between males and females in the group. No such correlation existed in the case of the single male in the enclosure however.

No relationship could be found in the free-ranging group between the dominance rank in males and their sexual activity (r_s 0.545 $p > 0.05$). Preference of access of males to females therefore did not seem to be the function of the system of dominance found in the group. This apparent anomally may be due to the fact that sexual activity occurred in the absence of females actually in oestrus. Germann-

Table 2

Correlations between pouch cleaning and sexual activity in the captive kangaroos

	rs[1]	p	Significance[2]
June—July 1971	0.799	> 0.5	N. S.
Sept.—Oct. 1971	0.824	> 0.5	N. S.
Jan.-Feb. 1972	0.446	> 0.5	N. S.

[1] Siegel, 1957.
[2] N. S. = not significant; S. = significant at 0.05; H. S. = significant at 0.01.

Table 3

Correlations between association of males with females and sexual activity in both captive and free-ranging kangaroos

		rs	p	Significance
Nadgee	Nov.—Dec. 1971	0.856	< 0.01	H. S.
Cowan	June—July 1971	0.251	> 0.05	N. S.
	Sept.—Oct. 1971	0.688	> 0.05	N. S.
	Jan.—Feb. 1972	0.741	> 0.05	N. S.

Meyer and Schenkel (1970) found a hierarchy among male grey kangaroos which was related to sexual privilege and it is possible that in the wild access to *oestrus* females may be a function of dominance.

Any attempt to rank the intensity of interactions must be purely subjective and the shortness of the pre-copulatory following and investigation in the copulation observed showed the futility of any such ranking.

Investigation and chesting is probably related to the use of scent glands in sexual arousal. Mykytowycz and Nay (1964) found most apocrine secretory glands in the chest and axillary region of male kangaroos and in the cloaca and pouch region of females. They suggested territorial marking and recognition of the young as possible functions of these glands. The present study showed no evidence of marking of objects by males and although I have seen males in captivity chesting against fences, I suggest that the secretions of these glands are more important in sexual activities.

3. Aggressive activity

Grey kangaroos showed a low level of aggression even under the conditions of close proximity in the enclosure (0.12 — .18 decisive aggressive encounters/animal/hour). Under these conditions with only one male present most interactions involved only females. The male was never aggressive unless provoked and was seldom beaten in an encounter. A pattern of dominance developed between the females in which the two largest females were dominant, one over the other and both over the rest of the group.

The group at Nadgee had only 5 females in it, two of which were the young at foot of one of the adults. This tended to dilute any pattern of relationship but the mother of the young tended to dominate the whole group (Grant, 1973).

Female-female aggression was restricted to animals rearing up and cuffing at each other's necks and chests (Fig. 4a) with their fore paws. What appeared to be more intense aggression was accompanied by loud vocalisations. These sounded like a prolonged cough and very often occurred when a female delivered kicks to her opponent. These kicks were delivered to the side of the opponent while the aggressor balanced on her tail and grasped the fur on the other animal's back. This type of kicking was different from that seen in male-male encounters.

Aggression between males and females was not common in the captive animals and practically non-existent in the free-ranging group. Occasionally a female would cuff at a male to discourage sexual advances but even this was rare. Interactions between juveniles of both sexes were seen in the field but in most instances it was difficult to distinguish between fighting and play. Aggression of females towards the young of others did not seem to develop until the young had left the pouch. During

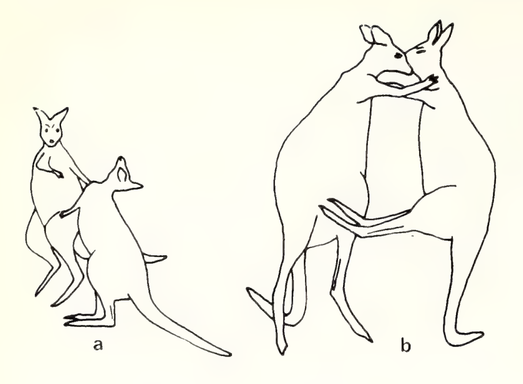


Fig. 4. Aggressive interactions between grey kangaroos. a = cuffing in a female-female encounter; b = grasping and "tail-kicking" in a male-male interaction

pouch life when the young had their heads out of the pouch other females with less developed pouch young often tried to groom these young and were repulsed by the mothers. After the young left the pouch however they were regularly cuffed and even kicked by other females. Juvenile No. 9 was involved in 24 encounters in 72 hours of observation and juvenile No. 10 in 45 in 98 hours. Usually the young moved off rapidly after a brief cuff or vocalisation by another animal, but as No. 9 lost condition (as the result of infection) she lay down whenever attacked. This seemed to incite the attacking female which then usually proceeded to kick her. No such behaviour was recorded in the field and it is possible that this was an artifact produced by the proximity in captivity. Despite this such an incident indicated that retreat was an expression of submission and inhibited further attack.

Encounters between males in the wild were quite spectacular and prolonged but were also considerably ritualised. The males in the group at Nadgee appeared to have a hierarchy which was maintained by a few of these encounters (Grant, 1973).

These fights occurred mostly in the late afternoon and at night and the full sequence can be described thus:

a. The males faced each other and one, or both adopted a high standing posture. The fore arms and chest were sometimes licked and where flexed in front of the chest or above the head.
b. A crouch was then normally adopted and noses or fore paws were touched.
c. The animals remained in a crouched position for varying lengths of time until one reared up and made the first contact.
d. Cuffing by both males at each other's chests then began, attempts at grasping about the neck were made and a series of tail kicks were usually delivered by both animals (Fig. 4 b).
e. After a minute of contact both broke off and began to scratch their sides in an exaggerated fashion (Breedon and Breedon, 1967) or one would break off and scratch while the other went into a low crouch. The latter often led to the crouching animal beginning to feed or moving away a few paces. The former led to a resumption of d.
f. The animals seldom stayed in the same place but move over quite an area while fighting.
g. The sequence was normally terminated by one animal (the loser) bounding off or moving away a few steps to continue feeding.
h. Vocalisations like those described for the females accompanied most of the bouts.

Some fights lasted up to 10 minutes. Out of the 67 male-male encounters observed only 32, were classed as decisive, consisting of an approach and a retreat.

These fights mostly took place when two males came together while feeding and consisted of various parts of the sequence described above, with grasping and kicking being the main features noted.

4. Mother-young interactions

The bond between a young grey kangaroo and its mother lasts for two years from birth in the female, and around 18 months in the male. During this time the young at foot suckles from the mother which may be feeding another young in the pouch. The young

at foot may be suckled for up to 6 months after its vacation of the pouch (Kirkpatrick, 1965 b).

In both the captive and wild population observed in this study interactions between a mother and her young were restricted to the first month, or possibly two, after premanently vacating the pouch. After this time the relationship became a more passive association in which the young followed the mother and was occasionally groomed by her while feeding.

Table 4 shows the types of interactions which occurred, comparing the wild animals with the captive ones. Pawing consisted of a gentle cuffing with the fore paws by the mother, the young, or both, at each other's chest and neck. Allogrooming and mutual grooming occurred in which a raking action of the fore paws through the fur and nibbling and licking with the mouth were used. In most instances the neck region was groomed but the mother quite often tended to the young's back while it was feeding from the pouch. The young sometimes groomed various parts of the mother while she was crouched feeding.

Running in wide circles out and back to the mother was assumed to be "play" behaviour and occurred during temporary pouch vacation and for a short time (up to a month) after the young had left the pouch completely. The running was always rapid and ended up with the young pawing, grasping, or even fighting the mother. In the latest of these the young sometimes kicked the mother and grasping consisting of an embrace.

Table 4

Mother-young interactions

	Cowan		Nadgee	
	♀ 5/young ♀ 10	♀ 7/young ♀ 9	♀ 1/young ♀ 4	♀ 1/young ♀ 5
Pawing	0	7	0	12
Allogrooming				
♀/young	12	8	0	0
young/♀	5	2	0	1
Mutural Grooming	0	2	0	9
Running	2	0	0	4
Fighting	3	1	0	0
Grasping	0	2	1	10
Feeding	114	39	0	4
Hours observ.	120	72	137	137

These various interactions were often seen combined in different combinations, occuring during feeding from the pouch or after the young animal returned from feeding away from the mother. In the enclosure grasping and grooming usually occurred if the young had been chased by another female.

Feeding from the mother was tremendously variable both in the number of feeds and the duration of these (Table 5). A young was presumed to have been feeding if it had its head in its mothers pouch. Russell (pers. comm.) had indicated that this may not always be true however as she observed the young of a tammar wallaby *(Macropus eugenii)* with its head in the pouch of a female which was known to have no milk. This may account for the great variability in the feeding which was observed in this species. The mothers broke off most of the periods of feeding except for very long ones where the young usually moved off of its own accord. Few instances of suckling were seen in the free-ranging animals and it is possible that most of this occurred before the animals emmerged to feed in the open.

Table 5

Time spent and number of times young of the captive kangaroos fed from their mothers

Day	No. feeds (total)		No. terminated by young		Time feeding (hrs)		Mean % hr. feeding	
	♀ 9	♀ 10	♀ 9	♀ 10	♀ 9	♀ 10	♀ 9	♀ 10
1	5	21	3	7	0.45	0.63	3.8	5.1
2	6	22	4	3	1.15	1.22	9.6	10.2
3	8	10	7	3	1.54	0.99	12.8	8.2
4	5	7	2	2	1.36	0.87	11.3	7.2
5	3	22	1	5	0.58	1.67	5.3	15.2
6	9	10	3	1	2.08	1.92	14.9	13.7
7	—	11	—	2	—	1.63	—	12.7
8	—	6	—	0	—	0.99	—	7.1
9	—	3	—	0	—	0.40	—	3.6
10	—	3	—	0	—	0.74	—	7.4

A mature female, observed in an earlier trip to Nadgee, had disappeared from the group at the time of the study, leaving her male young at foot. This animal was not observed feeding from the mother of the other two young but it followed the female around as much as her own young did. Fostering of young at foot has not previously been reported in the field but KIRKPATRICK (pers. comm.) has found such fostering in captive kangaroos, even at an interspecific level.

The protracted nature of the mother-young bond could facilitate learning in the juvenile but a reduction of contact after the first month after pouch vacation does not support this suggestion. RUSSELL (1970 a) found such a decrease in mother-young interaction in the red kangaroo and her observation that the maintenance of the relationship appeared to become increasingly the responsibility of the young seemed to be paralleled in the grey kangaroo.

5. Other behaviour

Although not observed between adults in the field, both allogrooming and mutual grooming were seen in the enclosure. This grooming was carried out, as in the normal maintenance behaviour, by raking, licking and nibbling of the fur. The most commonly groomed areas were the neck and shoulders, but the ears were also frequently attended to.

Two pairs of females were mostly involved in this behaviour but it was not restricted to these individuals. The interactions between females 3 and 4 quite often took on many of the characteristics of normal sexual behaviour and could have been homosexuality. Such behaviour was not seen in the wild but homosexuality, including mounting attempts was occasionally seen.

In captivity the interactions between females 2 and 5 (Fig. 5) however showed none of these elements and their behaviour can possibly be cited as evidence of a positive relationship between the two animals. A measure of association (GRANT, 1973) also showed that these two pairs of kangaroos were the most closely associated in the group, suggesting the ability of grey kangaroos to form bonds between mature individuals.

Male kangaroos in the field were seen to masturbate on several occasions, usually after prolonged, unsuccessful sexual activity.

Displacement activity is a term often applied to many unexplainable behaviour patterns. It has generally been associated with a conflict of drives and the releasing of some inappropriate pattern of behaviour (van Iersel, Bol, 1958; Sevenster, 1961; McFarland, 1966). After a long, unsuccessful pursuit of a female or at a failure to elicit an aggressive response from another male the following inappropriate behaviour was seen in several different kangaroos in the field:



Fig. 5. Mutual grooming between two females in captivity

a. The male bent down into a low crouch and began to tear grass out with his fore paws.
b. He then began to rub his chest and neck on the ground and
c. reared into a high standing position with his fore limbs stretched in front of his chest or above his head.
d. In most instances erection of the penis occurred during part or all of the display.
e. After the upright posture the sequence was either terminated or repeated.

This display included elements of threat and sexual behaviour in it and could warrant further investigation. Although homosexuality has been reported in one other species of macropod (La Follette, 1971) behaviour such as masturbation, homosexuality and what has been called displacement (simply for the want of a better term) have not generally been reported in kangaroos. This probably reflects the lack of observations of these animals, especially in field conditions, rather than the uniqueness of these behaviour patterns to one or two species of the family Macropodidae.

Regurgitation of food was observed in both the wild and captive kangaroos. Regurgitation appeared to be more frequent in the animals at Nadgee than those in the pens. Observations confirmed this (0.21 regurgitations/animal/hour at Nadgee as against 0.018/animal/hour at Cowan). The more easily digested food supplied to the penned animals was probably the reason for the difference observed.

Kangaroos have a semi-ruminant digestion (Moir, Somers, Waring, 1956).

Table 6

Frequency of occurrence of various activities in the captive and free-ranging adult grey kangaroos

	Nadgee Nov.—Dec. 1971	Cowan Sept.—Oct. 1971	Cowan Jan.—Feb. 1972
Allogrooming	not observed	36	17
Mutual Grooming	not observed	27	5
Homosexual	4	not observed	4
Masturbation	4	not observed	not observed
Displacement	9	not observed	not observed
Hours observ.	137	120	120



Fig. 6. Kangaroo lying in a depression scraped out at the base of a tree

Regurgitation of food was suggested by Mollison (1960) to be analogous to rumination in eutherian ruminants. Barker, Brown and Calaby (1963) reported regurgitation in other, non-ruminant marsupials and concluded that apart from this the process did not occur frequently enough to be of importance in digestion. The present study confirmed this conclusion in the case of the grey kangaroo.

During the winter and spring the kangaroos in the pens appeared to have some preference of lying places but these were not rigid and certainly not defended. In summer the animals scraped out depressions in various parts of the enclosure (Fig. 6). These were characteristically occupied by only one or two animals (separately) and a few instances of one animal chasing another from the place usually occupied by it was observed.

The depressions tended to be in the areas of maximum shade and were descrete units. As no such scraping behaviour was seen at any of the other seasons the function of this could have been, as Russell (1970 a) suggested for red kangaroos, to clear away the hot surface layers of soil before the animal lay down. This appeared unlikely in the grey kangaroo however, as the scraping was usually done after the animal had lain down. A possible function of the behaviour may be to facilitate heat loss from individual animals by keeping them apart from each other.

Conclusions

The present study indicated that grey kangaroos have behavioural characteristics which are common to all species of the family Macropodidae so far studied.

Diurnal activity patterns were very similar to those seen in the red kangaroo (Caughley, 1964; Griffiths, Barker, 1966), the euro (Ealey, 1967) and the quokka (Packer, 1969). Sexual and aggressive behaviour fitted an general pattern applicable to these species and the red-necked wallaby (La Follette, 1971).

The finer detail of the activities described seem to be the only behavioural attributes which are specific to the grey kangaroo.

Acknowledgements

This work was carried out while I held a University of Sydney Post-Graduate Research Studentship. I wish to thank the University of New South Wales for the use of the facilities

at Cowan and Ranger DAVID HOPE for the use of the Nadgee Nature Reserve. Mr. BRYAN SHADBOLT is also acknowledged for his assistance in the maintenance of the kangaroos at Cowan. Drs. P. F. SALE and E. M. RUSSELL read and criticised the manuscript. Mr. F. ROMER wrote the german summary.

Summary

1. A group of 7 adult grey kangaroos was studied intensively in captivity over three seasons of the year, and a larger group was observed for a shorter time in the field.
2. It was found that the grey kangaroo exhibited behaviour patterns reported for other species of macropods but that fine detail of these patterns tended to characterise behaviour which is unique to the species.
3. The general activities, including maintenance, grooming and sexual activities, are described and compared to those of other kangaroos.
4. A crepuscular pattern of feeding was characteristic of animals both in captivity and in the wild.
5. Interactions between individuals in the two groups are outlined. These include aggressive encounters, mother-young contact and grooming interactions.
6. Several other behaviour patterns are discussed, including a possible example of displacement activity, and it is suggested that further observations of kangaroo species may show that these are not unique to the grey kangaroo.

Zusammenfassung

Beobachtungen an gefangengehaltenen und freilebenden Grauen Riesenkänguruhs

1. Eine Gruppe, bestehend aus 7 ausgewachsenen Grauen Riesenkänguruhs, wurde über drei Jahreszeiten eingehend studiert, ebenso wurde eine größere Anzahl der gleichen Art in freier Wildbahn über eine kürzere Periode beobachtet.
2. Es wurde festgestellt, daß das Graue Riesenkänguruh die gleichen Verhaltenseigenarten hat, wie sie auch für andere Arten der Macropodidae beschrieben wurden, jedoch feinere Einzelheiten im Verhalten scheinen auf bestimmte charakteristische Merkmale hinzuweisen, die bezeichnend für diese Art sind.
3. Die allgemeinen Tätigkeiten, wie Ernährung, Säubern und Putzen, sexuelle Aktivität, werden geschildert und mit denen anderer Arten verglichen.
4. Nahrungsaufnahme während der Dämmerung war bei den Tieren in der Gefangenschaft wie auch bei denen in der Wildbahn charakteristisch.
5. Die Wechselwirkungen zwischen einzelnen Tieren in beiden Gruppen werden aufgezeigt. Diese enthalten aggressive Auseinandersetzungen, Kontakte zwischen Mutter und Jungtier sowie gegenseitiges Säubern und Putzen.
6. Verschiedene andere Verhaltenseigenarten werden besprochen, einschließlich eines Beispiels von Übersprungbewegung, und es wird vermutet, daß weitere Beobachtungen an anderen Känguruharten zeigen könnten, daß dieses Verhalten nicht nur bei dem Grauen Känguruh zu finden ist.

References

BARKER, S.; BROWN, G. D.; CALABY, J. H. (1963): Food Regurgitation in the Macropodidae. Aust. J. Sci. **24**, 430—432.

BREEDON, S.; BREEDON, K. (1967): The Life of the Kangaroo. New York: Taplinger Publishing Co.

CAUGHLEY, G. (1964): Social organisation and daily activity of the red and grey kangaroo. J. Mammal. **45**, 429—436.

CLARK, M. J.; POOLE, W. E. (1967): The reproductive system and embryonic diapause in the female grey kangaroo, *Macropus giganteus*. Aust. J. Zool. **15**, 441—459.

EALEY, E. H. M. (1967): Ecology of the euro, *Macropus robustus*, in north-western Australia. II. Behaviour, movements and drinking patterns. C. S. I. R. O. Wildl. Res. **12**, 27—51.

EALEY, E. H. M.; DUNNETT, G. M. (1956): Plastic collars with patterns of reflective tape for marking nocturnal mammals. C. S. I. R. O. Wildl. Res. **1**, 59—62.

GERMANN-MEYER, V.; SCHENKEL, R. (1970): Über das Kampfverhalten des Grauen Riesenkänguruhs, *Macropus giganteus*. Rev. Suisse Zool. **77**, 938—942.

GRANT, T. R. (1973): Dominance and association among members of a captive and a free-ranging group of grey kangaroos *(Macropus giganteus)*. Anim. Behav. **21**, 449—456.

IERSEL, J. VAN; BOL, A. C. A. (1958): Preening of two tern species. A study of displacement activity. Behav. **13**, 1—88.

Kirkpatrick, T. H. (1965 a): Studies of Macropodidae in Queensland. I. Food preferences of the grey kangaroo *(Macropus giganteus)*. Qld J. Agric. Anim. Sci. **22**, 89—93.
— (1965 b): Studies of Macropodidae in Queensland. 2. Age estimation of the grey kangaroo, the red kangaroo, the eastern wallaroo and the red necked wallaby, with notes on dental abnormalities. Qld. J. Agric. Anim. Sci. **22**, 301—317.
— (1965 c): Studies of Macropodidae in Queensland. 3. Reproduction in the grey kangaroo *(Macropus major)* in southern Queensland. Qld. J. Agric. Anim. Sci. **22**, 319—328.
— (1966): Studies of Macropodidae in Queensland. 4. Social organisation of the grey kangaroo *(Macropus giganteus)*. Qld. J. Agric. Anim Sci. **23**, 316—322.
La Follette, R. M. (1971): Agonistic behaviour and dominance in confined wallabies, *Wallabia rufogrisea frutica*. Anim. Behav. **19**, 93—101.
McFarland, D. J. (1965): On the causal and functional significance of displacement activities. Z. Tierpsychol. **23**, 217—235.
Marlow, B. J. (1962): Marsupials of Australia. Brisbane: Jacaranda Press.
Moir, R. J., Somers, M.; Waring, H. (1956): Studies in marsupial nutrition. 1. Ruminant-like digestion in a herbivorous marsupial *(Setonix brachyurus)*. Aust. J. Biol. Sci. **9**, 293—304.
Mollison, B. C. (1960): Food regurgitation in Bennett's wallaby *Protemnodon rufogrisea* (Desmarest), and the scrub wallaby, *Thylogale billardieri* (Desmarest). C. S. I. R. O. Wildl. Res. **5**, 87—88.
Mykytowycz, R.; Nay, T. (1964): Studies of the cutaneous glands and hair follicles of some species of Macropodidae. C. S. I. R. O. Wildl. Res. **9**, 200—217.
Packer, W. (1969): Observations on the behaviour of the marsupial *Setonix brachyurus* (Quay and Gaimard) in an enclosure. J. Mammal. **50**, 8—20.
Poole, W. E.; Pilton, P. E. (1964): Reproduction in the grey kangaroo, *Macropus canguru*, in captivity. C. S. I. R. O. Wildl. Res. **9**, 218—234.
Russell, E. M. (1970 a): Observations on the behaviour of the red kangaroo *(Megaleia rufa)* in captivity. Z. Tierpsychol. **27**, 385—404.
— (1970 b): Agonistic interactions in the red kangaroo *(Megaleia rufa)*. J. Mammal. **5**, 80—88.
Sevenster (1961): A causal analysis of displacement activity (fanning in *Gasterosteus aculateus)*.. Behav. Suppl. **9**, 1—88.
Sharman, G. B.; Calaby, J. H. (1964): Reproductive behaviour in the red kangaroo, *Megaleia rufa*, in captivity. C. S. I. R. O. Wildl. Res. **9**, 58—85.

Author's address: T. R. Grant, School of Zoology, University of New South Wales, Kensington, Australia

Kälteresistenz und reversible Hypothermie der Etruskerspitzmaus *(Suncus etruscus*, Soricidae, Insectivora)[1]

Von Peter Vogel

Eingang des Ms. 12. 5. 1973

1. Einleitung

Die Etruskerspitzmaus (*Suncus etruscus* Savi, 1822) gilt als kleinstes Säugetier. Das Durchschnittsgewicht von 37 Wildfängen betrug bei den Weibchen 1,953 g, bei den Männchen 1,761 g (Fons 1970). Bei dieser minimalen Körpergröße ist der Wärmeverlust maximal, es müssen folglich besondere Probleme der Energiebilanz gelöst werden. Was wir hierzu von der Etruskerspitzmaus zu wissen glauben, beruht größ-

[1] Mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung (Gesuch Nr. 3.821.72).

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 78—88
© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

tenteils auf Analogieschlüssen und auf rein theoretischen Erwägungen. So hat beispielsweise SAVI (1822) auf Grund der circummediterranen Verbreitung angenommen, daß diese Art Temperaturen unter 10° C nicht ertrage; andere Autoren (DIDIER, RODE 1935; KAHMANN, ALTNER 1956; H. H. und D. B. 1953 zitiert bei SAINT GIRON 1957) teilen in der Folge diese Ansicht.

Ein erster experimenteller Versuch zu diesem Problem führte SAINT GIRON (1957) durch und bewies, daß ein gekäfigtes Tier Temperaturen von +5° C schadlos übersteht. Das gleiche Individuum bevorzugte allerdings die von einer Lampe gewärmte Terrarienecke von 24—26° C.

SPITZENBERGER (1970) äußerte sich ebenfalls sehr skeptisch zur angeblichen Temperaturempfindlichkeit der Etruskerspitzmaus. In der Zusammenstellung der Fundorte im südwestasiatischen Raum figurieren Gebiete, in welchen die minimalen Wintertemperaturen —20° C betragen. Diese Autorin meint deshalb, daß man die Vorstellung von den ökologischen Ansprüchen der Etruskerspitzmaus bedeutend erweitern müsse. Die Möglichkeit beachtlicher Kälteresistenz wird übrigens durch andere winzige Spitzmausarten bewiesen. Es sei hier nur an *Sorex minutissimus* erinnert, welche die sibirische Taiga-Region bewohnt.

Die Aufzucht von Etruskerspitzmäusen im Rahmen anderer Zielsetzung (VOGEL 1972a, b) erlaubte es mir, einige Beobachtungen und kleinere Versuche zu diesem Problemkreis durchzuführen. Dabei wurde überraschenderweise festgestellt, daß die Etruskerspitzmaus in reversible Hypothermie fallen kann. Limitiert in den technischen und materiellen Voraussetzungen, kann vorläufig erst das Phänomen dargestellt werden. Eine weitere Analyse der beteiligten Faktoren ist vorgesehen.

Herrn Dr. K. RUGE (Ludwigsburg), der mir für die ersten Temperatur- und Aktivitätsversuche sein Registriergerät zur Verfügung stellte, danke ich herzlich für sein Entgegenkommen. Herr WILDI und Herr BRUCH (Camille Bauer AG, Wohlen) modifizierten ein weiteres Registriergerät für meine Zwecke, ihnen bin ich ebenfalls zu großem Dank verpflichtet. Dank der guten Pflege durch die Kollegen Dr. H. JOLLER und Dr. W. HETZEL fand ich nach 1½ Jahren Abwesenheit noch immer Nachkommen meiner alten Spitzmauszucht vor, was mir erlaubte, einige wichtige Experimente nachzuholen. Beim benachbarten Institut Pasteur (Abidjan) durfte ich für eine Versuchsserie einen klimatisierten Raum benutzen; Herrn Dr. J. J. SALAUN und Herrn B. COURTOIS danke ich bestens für diese Unterstützung.

2. Material und Methode

Ein großer Teil der Beobachtungen wurde an Tieren gemacht, die ich an der Zoologischen Anstalt der Universität Basel halten konnte. Die Methoden zur Haltung der aus der Camargue stammenden Zuchttiere sind bereits früher mitgeteilt worden (VOGEL 1970). Im Verlaufe von 1½ Jahren verzeichnete ich unter diesen Bedingungen 18 Würfe. Ergänzende Versuche konnte ich mit 3 Abkömmlingen der Basler Zucht im Herbst 1972 am Centre Suisse de Recherches Scientifiques en Côte d'Ivoire durchführen.

Die Umgebungstemperaturen wurden während der Experimente durch einen meteorologischen Thermographen gemessen. Die Aktogramme wurden mittels eines elektrotechnischen Vielfachmeßinstrumentes ("Elaviskript 3", Elima GmbH, Frankfurt a. M., Deutschland) aufgenommen. Mit Hilfe eines Thermoelementes der Größenordnung eines Stecknadelkopfes kann über eine Meßbrücke die Nesttemperatur abgelesen werden. Die Punktfolge von 2 sec zeigt feinste Temperaturschwankungen an. Bei einem Vorschub des Registrierpapieres von 60 mm/h läßt sich auf Grund der Temperaturdifferenz An- und Abwesenheit des Tieres im Nest sehr genau ablesen. Als kleinste Meßeinheit benutzte ich die Minute. Der dabei entstehende Fehler von wenigen Minuten pro Tag ist gering und spielt für die Interpretation der Resultate keine Rolle.

Mit der gleichen Einrichtung können auch massive hypothermische Zustände des im Nest schlafenden Tieres festgestellt werden. Verlassen des Nestes und Absinken der Körpertemperatur können, wie Abb. 1 zeigt, leicht auseinander gehalten werden.

An- und Abwesenheit im Nest wurde von verschiedenen Autoren zur Bestimmung der Aktivitätsrhythmen verwendet. CROWCROFT (1954) benutzte diese Methode bei *Sorex araneus*, *Sorex minutus* und *Neomys fodiens*. SAINT GIRON (1959) bestimmte auf gleiche Weise

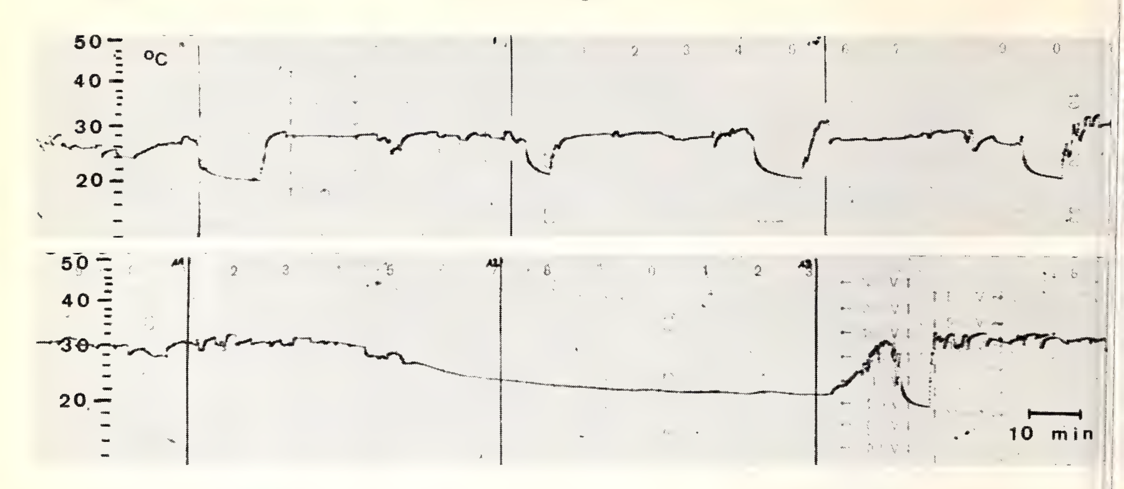


Abb. 1. Charakteristische Aufzeichnungen der Nesttemperatur. *Oben:* Die Spitzmaus hat das Nest viermal verlassen. Der Eintritt ins Nest ist am raschen Ansteigen der Temperatur zu erkennen. — *Unten:* Aufzeichnung einer Hypothermiephase mit spontanem Erwachen, gefolgt von einer kurzen Aktivitätsphase.

Aktivitätsrhythmen verschiedener Kleinsäuger. Die Gleichsetzung von Nestabwesenheit und Aktivität ist recht problematisch. Sie ist nach meiner Erfahrung bei Experimenten mit Soriciden möglich, wenn das Terrarium mit Ausnahme des Nestes deckungsfrei gehalten wird. Spitzmäuse haben die Eigenschaft, nur in einem Unterschlupf bei allseitigem Körperkontakt auszuruhen; bei entsprechender Versuchsanordnung kehren die Tiere zum Ausruhen stets ins Nest zurück. Dieses Verhaltensmerkmal wilder Spitzmäuse ging bei den über mehrere Generationen gekäfigten Etruskerspitzmäusen mit der Zeit verloren. Die 1972 am CSRS gehaltenen Tiere verbrachten meist die ganze Nacht außerhalb des Nestes und ruhten oft an dekkungsfreien Stellen. Sie waren deshalb für Messungen der Tagesaktivität kaum mehr zu gebrauchen.

3. Beobachtungen und Experimente

a. Kälteempfindlichkeit

An der Zoologischen Anstalt standen zur Haltung der Etruskerspitzmäuse einerseits ein klimatisierter Zuchtraum für wärmeliebende Arten mit einer Durchschnittstemperatur von 25° C zur Verfügung, andererseits ein freistehendes Glashaus, das nur im Winter schwach geheizt wurde, damit die Temperatur nicht unter 10° C absank. Während die Spitzmäuse im warmen Zuchtraum in kürzester Zeit ein ungesundes Aussehen aufwiesen (verklebtes Fell, geringe Aktivität, keine Fortpflanzung), zeigten die Tiere im kalten Milieu keine negativen Veränderungen und pflanzten sich auch bei Temperaturen von 10—15° C fort (Würfe am 8. 2. 1970 und am 10. 3. 1970). Als die Temperatur mehrmals auf nur 7° C ohne sichtliche Folgen absank, beschloß ich, versuchsweise ein Tier ins Freie zu zügeln und während einer Frostnacht draußen zu lassen. Der Glaskäfig von 70×30×30 cm enthielt einen hohlen Gipskubus mit Grasnest. Als Futter standen unbeschränkt Mehlwürmer zur Verfügung. Die Temperatur fiel erst in der vierten Nacht über längere Zeit unter den Nullpunkt (minimale Temperatur —3° C). Der Temperaturverlauf während des Experimentes geht aus Abb. 2 hervor. Diese Außentemperaturen wurden vom Versuchstier ohne Schädigung ausgehalten.

Das Versuchstier ist unter diesen Bedingungen natürlich nur während seiner Aktivitätsphasen der Kälte ausgesetzt, solange es jedoch im isolierenden Nest sitzt,

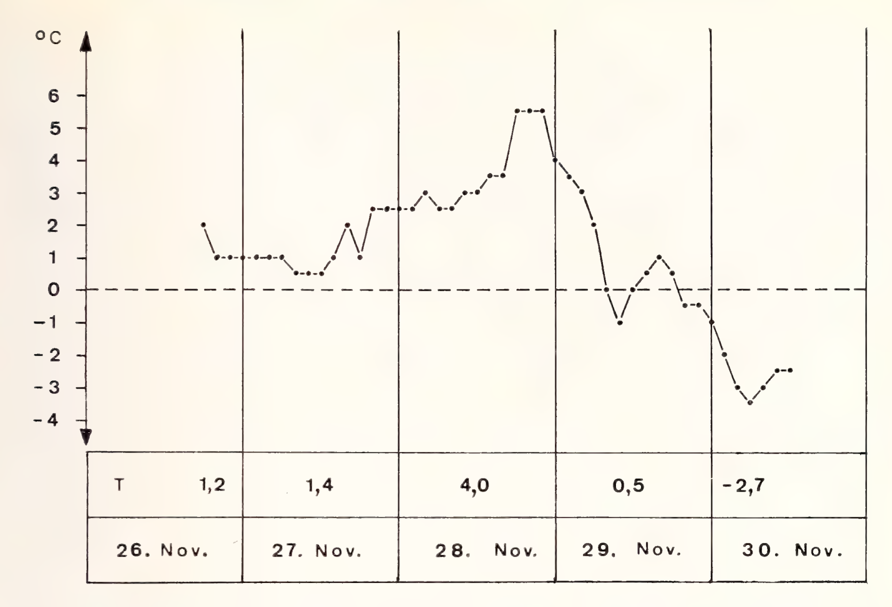


Abb. 2. Temperaturverlauf im Kälteversuch (T = Durchschnittstemperatur)

schafft es sich selbst eine wärmere Umgebung. Es ist deshalb von Interesse zu wissen, welche Zeitspanne das Tier aktiv im Freien verbringt. Als mir im Februar ein geeigneter Temperaturschreiber zur Verfügung stand, war es möglich, diese Frage abzuklären. Leider konnte nur ein Tier in zwei Versuchsserien an 9 und 10 Tagen überprüft werden.

Die Tabelle zeigt die Ergebnisse der beiden Versuche. Die durchschnittliche Aktivität betrug im ersten Versuch 303,5 ± 13 min, im zweiten 301,4 ± 21 min. Die Zeit, die im Freien verbracht wird, ist beachtlich. Sie ist weit größer als die minimale Zeit, die zum Fressen und zur Harn- und Kotabgabe benötigt wird. Die Übereinstimmung der Werte ist erstaunlich, doch stellt sich die Frage, wie weit es sich hier um einen rein individuellen Aktivitätsrhythmus handelt. Es soll deshalb zum Vergleich auch die Aktivität eines Pärchens Etruskerspitzmäuse mitgeteilt wer-

Tabelle

Tagesaktivität (in min) einer Etruskerspitzmaus in kühler Umgebung

Datum	Aktivität min/24 h	Temperatur $\bar{x}$
4. 2.	318	7
5. 2.	296	6,5
6. 2.	299	5,5
7. 2.	278	5,5
8. 2.	309	7
9. 2.	393	8
10. 2.	317	6
11. 2.	266	3,5
12. 2.	256	3,5
15. 2.	272	1
16. 2.	241	—1
17. 2.	235	2
18. 2.	279	4
19. 2.	265	3,5
20. 2.	322	6,5
21. 2.	341	7
22. 2.	395	8,5
23. 2.	422	7
24. 2.	242	—

den, das in einem entsprechenden Käfig im November 1970 drei Junge aufzog. Die Umgebungstemperatur (Wohnzimmer) betrug tagsüber 20° C, nachts etwa 15° C. Die Jungen waren beim ersten Versuch 10 Tage, beim zweiten Versuch 16 Tage alt. Ursprünglich ging es um die Frage, wie sich das Männchen zum Wurf verhalte, doch läßt sich das Beobachtungsprotokoll auch exakt für die hier entscheidende Aktivität beider Adulttiere auswerten. Für das Männchen betrug die Aktivität 299 und 422 min/24 h, für das Weibchen 373 und 341 min/24 h. Dies ergibt einen Durchschnitt von 358,7 min, er liegt gegenüber den Kältemessungen um 55 min höher. Maxima und Minima übersteigen die Variationsbreite der Kältemessung nicht. Der Unterschied muß in Anbetracht der verschiedenen Versuchsbedingungen als gering bezeichnet werden. Der erhöhte Durchschnitt läßt sich vermutlich auf drei Faktoren zurückführen: Bei paarweiser Haltung scheinen die häufigen Sozialkontakte die Tiere gegenseitig zu aktivieren. Des weitern scheint bei den Kältemessungen die niedrigste Aktivität mit niedrigsten Temperaturen, die höchste Aktivität mit höchsten Temperaturen korreliert. Es wäre wohl möglich, daß ein Tier in kalter Umgebung bei genügendem Futterangebot seine Aktivität etwas einschränkt. Ferner sind die Tiere zur Winterszeit wohl mehrheitlich sexuell inaktiv, was sich ebenfalls in einer verminderten Laufaktivität auswirken könnte. Bei gekäfigten polnischen Spitzmäusen hat Buchalczyk (1972) im Winter gleichfalls eine reduzierte Laufaktivität nachweisen können. Im Freien dürften allerdings die Verhältnisse anders liegen. Der bei Kälte erhöhte Metabolismus fordert eine größere Futtermenge, die im Winter wohl nur durch vermehrte Aktivität aufgespürt werden kann. Es sei hier betont, daß die Ergebnisse aus den Aktivitätsmessungen keine Schlüsse auf Freilandverhalten zulassen.

b. Reversible Hypothermie

Zufallsbeobachtungen

Am 25. 9. 1969 finde ich bei der Kontrolle die Tiere Nr. 15 und 16 unter Moos auf dem Rücken liegend (Raumtemperatur 17° C). Da sie in dieser Haltung trotz der Störung bewegungslos verharren, hole ich sie heraus. Beide geben rauh kreischende Laute von sich, doch sind sie unfähig, sich fortzubewegen. Der Starrezustand gleicht jenem in Fallen verklammter Mäuse, die Tiere fühlen sich kalt an. Nach drei Minuten setzt Kältezittern ein, nach 5 Minuten bewegen sich die Tiere kriechend fort. 7 Minuten nach dem Auffinden laufen die Tiere beinahe normal, ohne inzwischen Nahrung aufgenommen zu haben.

Erst 6 Monate später haben wir erneut Gelegenheit, eine entsprechende Situation zu beobachten. Am 27. März finden wir 6 Tiere in starrem Zustand. Die Raumtemperatur beträgt 12° C. Ich flöße der Hälfte der steifen Tiere etwas Traubenzucker ein, wie bei den in den Fallen aufgefundenen starren Wildfängen der Camargue (Vogel 1970), die andere Hälfte wird zur Kontrolle ohne Futter gelassen. Nach 10 Minuten sind die behandelten Tiere wieder fit, 3 Minuten später jedoch auch die unbehandelten. Es scheint, als ob die eine Versuchsserie nur auf Grund der Erwärmung durch meine Hand und die massivere Störung schneller aktiv geworden sei.

Da bei beiden Beobachtungen die Futterschale leer war, dürfte Futtermangel als entscheidende Voraussetzung diese „Hunger-Kältestarre“ verursacht haben. Im Verlaufe des folgenden Jahres konnten weitere entsprechende Situationen beobachtet werden. Der extremste Fall wurde am 5. 11. 1970 verzeichnet, als ich von 13 Tieren abends um 22.00 h deren 11 in starrem Zustand vorfand (Raumtemperatur 12° C). Die letzte Fütterung war am Vortage um 10 h erfolgt.

Experimentelle Abklärung

Da mir im Sommer kein Temperaturregistriergerät zur Verfügung stand, erfolgte eine experimentelle Abklärung des Problems vorerst mit primitiven Mitteln. Zwei gleiche Käfige mit je drei Versuchstieren wurden bei einer Raumtemperatur von ungefähr 15° C nebeneinander aufgestellt und ihre Insassen abwechslungsweise unterschiedlich stark gefüttert. Ein ins Nest gestecktes Thermometer erlaubte das Ablesen der Nesttemperatur. Das Protokoll sei hier verkürzt zusammengestellt:

Käfig a		Käfig b	
28. 9. 1970	viel Futter	28. 9. 1970	viel Futter
29. 9. 1970			
08.00	alle Tiere aktiv	08.00	alle Tiere aktiv
16.00	viel Futter	16.00	*wenig Futter*
30. 9. 1970			
08.00	alle Tiere aktiv	08.00	*alle Tiere starr*[1]
12.00	alle Tiere aktiv	12.00	alle Tiere aktiv
17.00	*wenig Futter*	17.00	viel Futter
1. 10. 1970			
07.40	*alle Tiere starr*[1]	07.40	alle Tiere aktiv
10.00	alle Tiere aktiv	10.00	alle Tiere aktiv

[1] Das ins Nest gesteckte Thermometer zeigt bei starren Tieren Nesttemperaturen, die nur 2—3° C über der Außentemperatur liegen. Bei normal schlafenden Tieren herrscht dagegen eine Nesttemperatur von ungefähr 30° C.

Der Versuch ergibt drei wichtige Ergebnisse: 1. Futtermangel führt zu einer Hunger-Kältestarre. 2. Die Körpertemperatur wird in der Lethargie stark gesenkt. 3. Der unterkühlte Zustand wird offenbar zeitweise überwunden, da Tiere bei Kontrollen ohne Störung abwechslungsweise starr und wieder aktiv vorgefunden werden. Daraus geht hervor, daß es sich bei der Hunger-Kältestarre um eine reversible lethargische Hypothermie handelt.

Neben manchen Wiederholungen dieser Experimente wurde mit drei Tieren ein kurzfristiger Versuch mit komplettem Nahrungsentzug gewagt, dessen Protokoll hier ebenfalls wiedergegeben wird.

Datum	Zeit	Beobachtung	Nest	Raum
14. 10. 1970	10.00	Bei 3 Tieren Futter entfernt	28° C	15° C
	16.00	Tiere im Nest schlafend	30° C	16° C
	20.00	Alle außerhalb des Nestes aktiv	16° C	16° C
	22.00	Alle außerhalb des Nestes aktiv	16° C	10° C
15. 10. 1970	08.40	Alle außerhalb des Nestes aktiv	14° C	14° C
	11.00	Alle im Nest in Lethargie	17° C	14° C
	11.15	Die gestörten Tiere werden aktiv, Tiere gefüttert	—	—

Ergebnis: Die drei Etruskerspitzmäuse überleben eine Periode von 25 Stunden ohne Futter.

Während durch diese Versuche eindeutig die Hypothermie als natürliche Reaktion auf Hunger/Kälte nachgewiesen wird, blieb die Frage nach Art und Verteilung der Hypothermiephasen noch immer unklar. Erst im August 1972 konnten die Versuche mit einem entsprechenden Registriergerät und drei Tieren der alten Zucht am CSRS aufgenommen werden. Als erstes mußte abgeklärt werden, welche durchschnittliche Futtermenge täglich konsumiert wird. Zu diesem Zweck wurde ein 3,0 g wiegendes Männchen während 10 Tagen ausschließlich mit Mehlwürmern gefüttert. Bei einer Raumtemperatur von 21—22° C betrug die täglich eingenommene Nahrungsmenge durchschnittlich 2,7 g. Dieser Wert ist allerdings zu hoch, da die Nahrungsreste stets ganz ausgetrocknet waren. Das Kontrollband zeigte bei diesem Tier nie lethargische Zustände.

Zur Abklärung der Hypothermiedauer wurden ähnliche Bedingungen wie bei den Versuchen in Basel hergestellt. Die Umgebungstemperatur im Labor wurde auf 16—17° C gehalten, der Raum wurde nur zur Kontrolle der Tiere betreten. Die Fütterung erfolgte meist um 17 h, die Futterration betrug 1,5—2 g Mehlwürmer pro Tag. Jedes Tier wurde einzeln geprüft.

Unter diesen Bedingungen konnten innerhalb von 10 Tagen 12 Lethargiephasen folgender Längen registriert werden (incl. der in Klammer beigefügten spontanen Erwärmungsphase): 83 (11), 85 (18), 95 (11), 97 (12), 105 (10), 106 (16), 108 (10), 110 (12), 113 (5), 133 (11), 346 (17), 456 min (durch Störung geweckt). Mehr als $^{3}/_{4}$ der Phasen dauerten zwischen 83 und 133 min, Phasen von $1^{1}/_{2}$—2 h sind demnach besonders häufig. Die Lethargiephasen von 346 und 456 min demonstrieren bereits beachtliche Werte. Die spontane Erwärmungsphase, d. h. vom ersten sichtbaren Temperaturanstieg bis zum deutlichen Umschlag zur Stabilität der Nesttemperatur dauert in den meisten Fällen 10—12 min. Die Nesttemperatur, die mit der Oberflächentemperatur der lethargischen Tiere übereinstimmt, liegt nach einer Stunde Abkühlung ungefähr 2° C über der Umgebungstemperatur.

Zur Untersuchung der Totalaktivität konnte leider nur eine ungestörte Zeitphase von 24 h ausgewertet werden, da alle drei Tiere bei einem völlig unnatürlichen Verhalten in der Nacht nur selten das Nest aufsuchten. Parallele Beobachtungen zeigten,

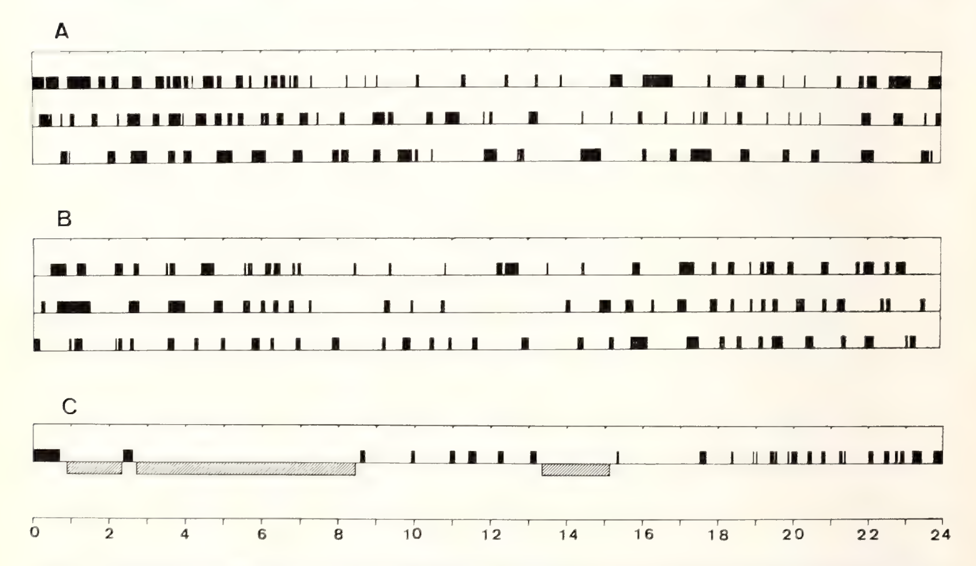


Abb. 3. Aktivitätsmuster gutgenährter Tiere bei warmer (A) und kühler (B) Umgebungstemperatur sowie bei unterernährtem Tier (C). Schwarz: Tier aktiv; schraffiert: Tier in Lethargie.

daß die Tiere über lange Zeit im deckungsfreien Gebiet ruhten und sogar außerhalb des Nestes in Lethargie fielen. Der geglückte Versuch zeigt eine Totalaktivität von nur 205 min. Von der passiven Phase verbrachte das Tier 696 min bei normaler Körpertemperatur im Nest, 539 min jedoch in lethargischem Zustand.

Abb. 3 zeigt die Verteilung der Aktivitäts-, Ruhe- und Lethargiephasen unter den verschiedenen Bedingungen. Aus dieser Abbildung geht nochmals deutlich hervor, wie wenig sich der Aktivitätsrhythmus bei genügendem Futter in warmer und kalter Umgebung unterscheiden, wie stark dagegen bei den unterkühlten Hungertieren die inaktiven Phasen verlängert sind. Während in den 19 Versuchstagen ohne Lethargie die längste inaktive Phase 149 min betrug, konnte bei den Hungerversuchen eine solche von 361 min festgestellt werden.

4. Diskussion

Die Versuche zur Kälteempfindlichkeit haben die Vermutungen von Saint Giron (1957) bestätigt und gezeigt, daß unter „natürlichen Verhältnissen" (bei Vorhandensein eines Nestes) die Umgebungstemperatur ohne Schädigung des Tieres unter 0° sinken kann. Die Aktivität wird durch die kühlen Temperaturen bei uneingeschränktem Nahrungsangebot nur wenig reduziert. In Freiheit liegt die Situation sicher etwas anders. In der kalten Jahreszeit ist das Nahrungsangebot limitiert, der zunehmende Wärmeverlust setzt dagegen einen erhöhten Futterkonsum voraus, der nur durch gesteigerte Jagdaktivität gedeckt werden kann. So ist es denn nicht verwunderlich, daß Kahmann und Altner (1956) auf Korsika in Schleiereulengewöllen die Etruskerspitzmaus das ganze Jahr über in gleicher Häufigkeit vorfanden.

Sinkt das Nahrungsangebot unter ein gewisses Limit, zeigt *Suncus etruscus* im Experiment eine Anpassung, die für den Vertreter einer als streng homoiotherm geltenden systematischen Einheit (Soricidae) als außergewöhnlich bezeichnet werden muß: Bei Nahrungsmangel und relativ tiefen Außentemperaturen (vorläufig getesteter Temperaturbereich: 10–20° C) fällt die Etruskerspitzmaus in eine reversible lethargische Hypothermie, die, soweit wir zur Zeit wissen, über mehrere Stunden aufrecht erhalten werden kann. Von Zeit zu Zeit erwärmt sich das Tier spontan auf normale Körpertemperatur und geht auf Nahrungssuche. Findet es kein Futter vor, fällt es von neuem in lethargischen Zustand. Werden die lethargischen Tiere gestört, erwachen sie innerhalb weniger Minuten. Im Gegensatz zu experimentell unterkühlten Ratten bleiben die Nerven auch bei tiefen Körpertemperaturen leitfähig.

Es fällt schwer, auf Grund der vorläufigen Resultate die Lethargie von *Suncus etruscus* nach den üblichen Gesichtspunkten unter die bekannten Schlafphänomene einzuordnen. Mit Sicherheit handelt es sich nicht um den tiefen Schlaf der klassischen Winterschläfer. Andererseits scheint auch ein Vergleich mit unvollständig Homoithermen wie z. B. dem ebenfalls zu den Insektivoren gehörende Tanrek kaum gerechtfertigt. Im Fall der Spitzmaus handelt es sich nicht um ein archaisches Merkmal, sondern um eine neue Anpassung, die im Zusammenhang mit der Grenzsituation (minimale Körpergröße) zu sehen ist. Das rasche Erwachen bei Störungen weist auf eine Analogie zur Tagesschlaflethargie der Fledermäuse hin. Ferner drängen sich Vergleiche mit gewissen nordamerikanischen Wüstenmäusen wie z. B. *Microdipodops* auf, die ebenfalls zu kurzfristigen Torpor fähig sind (Brown, Bartholomew 1969).

Die ökologische Bedeutung der Lethargie bei der Etruskerspitzmaus läßt sich ebenfalls erst ermessen, wenn durch weitere Experimente die Spannweite der Möglichkeiten überprüft worden ist. Der Vergleich der Aktivitäten und der Versuche mit Futterentzug zeigen bereits deutlich, daß Dank dieser Anpassung die Etruskerspitzmäuse Härteperioden bei einem Futterminimum überleben können, bei welchem alle übrigen

mir bekannten Spitzmäuse verhungern würden. Es könnte dies in klimatisch milden Gebieten von Bedeutung sein, wo tiefe Wintertemperaturen selten und nur für kurze Zeit, aber doch mit einer gewissen Regelmäßigkeit auftreten. Damit ließe sich auch das Vorkommen dieser offensichtlich wärmeliebenden Art in Gebieten erklären, die nicht mehr als mediterran bezeichnet werden können. Natürlich ist in diesem Zusammenhang das Mikroklima von entscheidender Bedeutung.

Neben diesem ökologischen Deutungsversuch ist eine physiologische Deutung der Situation ebenfalls verlockend, obwohl es sich im heutigen Zeitpunkt nur um eine reine Spekulation handeln kann. Am einfachsten können wir an die Hypothesen von Pearson (1948) anknüpfen. Dieser Autor hat den Metabolismus einer Reihe amerikanischer Soriciden überprüft; unter anderem stand ihm *Sorex cinereus,* der kleinste amerikanische Säuger, zur Verfügung. Bei einem Gewicht von 3,5 g war hier bereits früher der höchste Energieverbrauch pro Gramm Körpergewicht gemessen worden, der je bei einem Säugetier festgestellt worden ist (Morrison, Pearson 1946). Eine Extrapolation der vom Körpergewicht abhängigen Energieverbrauchskurve zeigt, daß diese bei 2,5 g Körpergewicht asymptotisch ins Unendliche steigt. Somit stellen die 2,5 g den zu erwartenden Grenzwert homoiothermer Säuger dar. Weil das durchschnittliche Körpergewicht von *Suncus etruscus* unter 2 g liegt, kann demzufolge die Homoiothermie bei dieser Art theoretisch nicht mehr aufrecht erhalten werden, was nach unseren Versuchen in kritischen Situationen tatsächlich der Fall ist.

Diese Erklärung scheint mir allerdings zu einfach. Die 2,5 g-Grenze wurde mehr oder weniger über den Daumen gepeilt, und weitere Soricidenvertreter wie die eingangs erwähnte *Sorex minutissimus* beweisen, daß der Grenzwert tiefer liegen kann. Kaikusalo (1967) fing in Finnland 5 Exemplare dieser Art, die ein Körpergewicht von nur 1,4—2,0 g aufwiesen. Trotz der nordischen Verbreitung dieser Art fehlt ihr mit Bestimmtheit das Vermögen, in Lethargie zu fallen. Es ist folglich auch einem so kleinen Körper möglich, genügend Energie umzusetzen, um den Wärmeverlust zu kompensieren. Allerdings stellen die bei kleinen *Sorex*-Arten nachgewiesenen metabolischen Leistungen Grenzwerte dar, die mit großer Wahrscheinlichkeit bereits als Spezialanpassung gedeutet werden müssen. Die „Flucht in die Hypothermie" von *Suncus etruscus* liegt deshalb wahrscheinlich nicht allein in der Kleinheit begründet, sondern möglicherweise auch in einer Unfähigkeit, eine den kleinen *Sorex*-Arten entsprechende metabolische Leistung zu vollbringen. Bereits früher habe ich auf Grund verschiedener Beobachtungen auf einen relativ niedrigen Metabolismus der Crocidurinae geschlossen, der deutlich von jenem der Soricinae abweicht. Es sei hier an den unterschiedlichen Futterkonsum, an die unterschiedliche Empfindlichkeit auf Nahrungsmangel und an die beachtliche Differenz der Lebensdauer von *Crocidura russula* und *Sorex araneus* erinnert (Vogel 1972a). Die hier vorliegenden Ergebnisse zur Lethargie von *Suncus etruscus* scheinen diese Deutung zu bestätigen.

Als letztes soll die Frage gestellt werden, ob Lethargiephänomene auch bei anderen Spitzmausarten zu erwarten sind. Die bezüglich Metabolismus und Thermoregulation am besten untersuchte Art ist *Sorex cinereus.* Es zeigten sich im Verlaufe der Untersuchungen jedoch keinerlei Hinweise, die auf eine reversible Hypothermie schließen ließen (Morrison, Ryser und Dawe 1959). Noch aufschlußreicher sind die polnischen Versuche, welche die Hypothermiefrage bei Soriciden zum eigentlichen Arbeitsziel hatten (Gebczynski 1971). Bei keiner der getesteten Arten *(Sorex araneus, Sorex minutus* und *Neomys fodiens)* konnte reversible Hypothermie erzeugt werden. Die Zwergspitzmäuse, die bezüglich Größe am ehesten mit Etruskerspitzmäusen verglichen werden können, starben im Hungerversuch bereits im Verlaufe von 3—6 Stunden.

Nach meinem Dafürhalten sind sämtliche *Sorex*-Arten mit einiger Sicherheit auszuschließen, vermutlich aber auch die übrigen Vertreter der Soricinae, obwohl z. B. *Blarina brevicauda,* die auf reiner Kohlenhydratnahrung gehalten werden kann

(MARTINSEN 1969), eine beachtliche Spezialisierung aufweist. Verschiedene afrikanische Crocidurinae, die ich zur Zeit an der Elfenbeinküste halte, verhungern ohne Futter innerhalb eines Tages. Die Hungerlethargie nach Nahrungsentzug, die zwar erst später als bei den *Sorex*-Arten eintritt, ist sehr bald irreversibel. Erstaunlicherweise hat in dieser Situation auch das bei *Sorex* und *Neomys* so wirksame Einflößen von Traubenzucker keine belebende Wirkung. Am ehesten wäre die Möglichkeit zur reversiblen Lethargie bei Weißzahnspitzmäusen zu erwarten, die in relativ kalten Gebieten leben. Tatsächlich fand ich am 27. 12. 1965 zwei Hausspitzmäuse *(Crocidura russula)* meiner Zucht bei einer Temperatur von 5° C in lethargischem Zustand. Eines der beiden Tiere, das in separatem Käfig neben anderen Tieren bei Außentemperaturen um den Nullpunkt in einem Bretterverschlag gehalten worden ist, konnte im Februar 1966 mehrmals hintereinander im gleichen Zustand vorgefunden werden. Diese reversible Hypothermie bei zwei Hausspitzmäusen, die bisher experimentell nicht hat reproduziert werden können, weist zumindest auf eine gemeinsame physiologische Disposition der Crocidurinae hin.

Zusammenfassung

Suncus etruscus, kleinster Säuger mit durchschnittlich weniger als 2 g Körpergewicht, wurde auf ihre angebliche Temperaturempfindlichkeit überprüft. Bei uneingeschränktem Nahrungsangebot erträgt diese Art auch Außentemperaturen unter dem Nullpunkt. Die Aktivität bei 0 bis 10° C betrug im Durchschnitt 303 min/24 h, gegenüber 358 min bei Temperaturen von 15 bis 20° C.

Wird der Etruskerspitzmaus das Futter entzogen, fällt sie in reversible, lethargische Hypothermie, aus der sie von Zeit zu Zeit erwacht, um ihre Umgebung nach Nahrung abzusuchen. Während der Lethargie ist die Körpertemperatur ungefähr 2° über der Umgebungstemperatur. Bei $1^1/_2$—2 g Futter pro Tag und Temperaturen von 16 bis 18° C betrugen die Lethargiephasen $1^1/_2$—2 h bei einem Maximum von 7 h 36 min. In 24 h wurde bei einem zeitweilig lethargischen Tier eine Totalaktivität von nur 205 min gemessen, 696 min verbrachte es schlafend und 539 min in lethargischem Zustand.

Die reversible Hypothermie bei einem Vertreter der bisher als streng homoiotherm geltenden Soriciden kann vermutlich auf metabolische Insuffizienz zurückgeführt werden, für die z. T. die minimale Körpergröße verantwortlich ist. Da gewisse *Sorex*-Arten von ähnlicher Körpergröße nicht in reversible Lethargie fallen können, wird diese besondere Situation bei der Etruskerspitzmaus als weiteres Indiz für einen relativ niedrigen Metabolismus der Crocidurinae gewertet.

Résumé

Résistance au froid et hypothermie réversible de Suncus etruscus

On a testé la sensibilité présumée aux basses températures de *Suncus etruscus,* le plus petit mammifère connu. Nourri à profusion, cette espèce a supporté des températures inférieures à 0° C. L'activité de l'animal (= absence du nid) à une température ambiante de 0—10° C s'élève en moyenne de 303 min/24 h contre 358 min/24 h à des températures de 15°—20° C.

Si on retire toute nourriture à la musaraigne étrusque, celle-ci entre en hypothermie réversible et léthargique, de laquelle elle sort de temps en temps à la recherche de nourriture. En léthargie, la température corporelle est d'environ 2° C au dessus de la températur ambiante. Avec $1^1/_2$ à 2 g de nourriture par jour et à la température ambiante de 16° à 18° C, les phases de léthargie durent de $1^1/_2$ à 2 h avec un maximum de $7^1/_2$ h. En 24 h un animal insuffisamment nourri montrait une activité totale de 205 min seulement. Pendant 696 min l'animal a dormi en conservant sa température "normale", et pendant 539 min il était en léthargie.

L'hypothérmie réversible chez un représentant des Soricidae s'explique probablement par une insuffisance de son métabolisme par rapport à sa taille minuscule. Comme les espèces du genre *Sorex* de taille voisine n'ont pas la possibilité d'entrer en léthargie réversible, cette adaptation particulière peut être consideré comme un indice d'un métabolisme relativement bas chez les Crocidurinae.

Summary

Resistance to low temperatures and reversible hypothermia of Suncus etruscus

We studied the resistance to low temperatures of the smallest mammal known to exist, *Suncus etruscus,* it's mean weight being less than 2 grams. When well fed this species can resist to temperatures under 0° C. The activity of well fed animals seems to be dependent on the ambient temperature: at 0—10° C an average of 303 min/24 h was measured, at 15—20° C the average amounted to 358 min/24 h.

Suncus etruscus, when completely deprived of nourishment enters lethargic and reversible hypothermia with intermittent bursts of activity in quest of food. During lethargy the body temperature is approximately 2° C above ambient temperature. Three specimens thus survived without food during a 25 hour trial.

When given 1½ to 2 grams of food per day, at an ambient temperature of 16—18° C the phases of lethargy are short, averaging 1½ to 2 hours with a maximum of 7½ hours. In 24 hours an underfed animal's total activity is of only 205 minutes. The rest of the time it sleeps, maintaining it's normal temperature (during 696 minutes) or it goes into lethargy (during 539 minutes under our observation).

The reversible hypothermia of a soricidae species could probably be explained by its insufficient metabolism compared to its small size. Knowing that *Sorex* species, whose size is comparable, are incapable of entering reversible lethargy we tend to consider this particular kind of adaption, which needs further investigation, as an indication of a relatively low metabolism in Crocidurinae.

Literatur

Brown, J. H.; Barthomolew, G. A. (1969): Periodicity and Energetics of Torpor in the Kangaroo Mouse, *Microdipodops pallidus.* Ecology **50**, 705—709.

Buchalczyk, A. (1972): Seasonal Variations in the Activity of Shrews. Acta theriol. **17**, 221—243.

Crowcroft, P. (1954): The daily Cycle of Activity in British Shrews. Proc. Zool. Soc. London **123**, 715—729.

Fons, R. (1970): Contribution à la connaissance de la Musaraigne étrusque *Suncus etruscus* (Savi, 1822) (Mammifère Soricidae). Vie Milieu **21**, C, 209—218.

Gebczynski, M. (1971): Oxygen Consumption in starving Shrews. Acta theriol. **16**, 288—292.

Kahmann, H.; Altner, H. (1956): Die Wimperspitzmaus *Suncus etruscus* (Savi, 1832) auf der Insel Korsika und ihre circummediterrane Verbreitung. Säugetierk. Mitteil. **4**, 72—81.

Kaikusalo, A. (1967): Beobachtungen an gekäfigten Knirpsspitzmäusen, *Sorex minutissimus* Zimmermann, 1780. Z. Säugetierkunde **32**, 301—306.

Martinsen, D. (1969): Energetics and activity pattern of short-tailed shrews *(Blarina)* on restricted diet. Ecology **50**, 505—510.

Morrison, P. R.; Pearson, O. P. (1946): The metabolism of a very small mammal. Science **104**, 287—289.

Morrison, P. R.; Ryser, A.; Dawe, A. R. (1959): Studies on the physiology of the masked shrew *Sorex cinereus.* Physiol. Zool. **32**, 256—271.

Pearson, O. P. (1948): Metabolism of small mammals, with remarks on the lower limit of mammalian size. Science **108**, 44.

Saint Girons, M. C. (1957): Contribution à la connaissance de la pachyure étrusque en captivité. Mammalia **21**, 69—76.

— (1959): Les caractéristiques du rhythme nyctéremal d'activité chez quelques petits mammifères. Mammalia **23**, 245—276.

Spitzenberger, F. (1969): Erstnachweis der Wimperspitzmaus *(Suncus etruscus)* für Kreta und Kleinasien und die Verbreitung der Art im südwestasiatischen Raum. Z. Säugetierkunde **35**, 107—113.

Vogel, P. (1970): Biologische Beobachtungen an Etruskerspitzmäusen *(Suncus etruscus* Savi, 1832). Z. Säugetierk. **35**, 173—185.

— (1972a): Beitrag zur Fortpflanzungsbiologie der Gattungen *Sorex, Neomys* und *Crocidura* (Soricidae). Verhandl. Naturf. Ges. Basel **82**, 165—192.

— (1972b): Vergleichende Untersuchung zum Ontogenesemodus einheimischer Soriciden *(Crocidura russula, sorex araneus* und *Neomys fodiens).* Rev. suisse Zool **79**, 1201—1332.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. P. Vogel, Institut d'écologie animale et de Zoologie, Université de Lausanne, Pl. du Tunnel 19, CH-1005 Lausanne

Zur Pleistozän-Holozän-Grenze in der Kleinsäugerfauna Süddeutschlands

Von Gerhard Storch

Forschungs-Institut Senckenberg, Frankfurt a. M.

Eingang des Ms. 18. 8. 1973

Einleitung

Dieser Bericht bezieht sich auf Material aus dem Raum zwischen oberer Donau und Nordhessen. Die im folgenden als jungpleistozän bezeichneten Funde stammen aus dem Hoch- und ganz vorwiegend dem Spätwürm. Auf Grund seiner Lage zwischen alpiner und nordischer Vereisung erfuhr dieses Periglazialgebiet eine extreme Auswirkung der jungpleistozänen Kaltphasen. Offene, durch Trockenheit und Kälte gekennzeichnete Kaltsteppen bestimmen die Landschaft während dieser Abschnitte (auch für das folgende vgl. Firbas 1952; Frenzel 1967, 1968; Lang 1952). Es fehlen Gebirge mit starker Reliefgliederung, die verschiedenartige Geländeklimate und damit ausgedehntere Standorte eines anspruchsvolleren Pflanzenwuchses hätten bedingen können.

In Warmzeiten und bei kleineren Wärmeschwankungen machte sich die Lage unseres Gebietes im mehr ozeanischen Klimabereich bemerkbar, so daß es hier zu einschneidenden Veränderungen an der Pleistozän-Holozän-Wende kommen mußte. Das Klima und auch der Pflanzenwuchs kontinentaler Bereiche Eurasiens wie etwa Sibiriens oder der innerasiatischen Steppengebiete lassen hingegen eine viel größere Stabilität erkennen.

Die biostratigraphische und paläoklimatische Pleistozän-Holozän-Grenze wird allgemein an das Ende der Jüngeren Dryas-Zeit vor etwa 10 000 Jahren gelegt, denn später kommen keine Kaltzeiten mehr in den Tieflagen der mittleren Breiten vor. In diesem Übergangsbereich werden in den Gebieten heutiger Laubwaldklimate der kühlgemäßigten Breiten die spätglazialen Kaltsteppen durch Wälder – zunächst aus Kiefer und Birke, später in zunehmendem Ausmaß aus edleren Laubhölzern – abgelöst. Dieser Wechsel nahm in unserem Gebiet einen dramatischen, weil schnellen und einschneidenden Verlauf. In Verbindung hiermit läßt sich die Kleinsäugerfauna grundsätzlich in drei Gruppen aufteilen: 1. Arten der jungpleistozänen Kaltsteppen, 2. Arten unserer gemäßigten Holozänfauna und 3. „durchgehende Arten", die sich gleichermaßen in den Gemeinschaften 1 und 2 vorfinden.

Eine Kleinsäugerfauna kann auf Umweltveränderungen durch Aussterben, Wanderungen und stammesgeschichtliche Änderungen einzelner Arten reagieren. Im folgenden soll gezeigt werden, daß beim Zustandekommen unserer heutigen Fauna an der Pleistozän-Holozän-Wende die beiden erstgenannten Punkte ausschlaggebend sind. In einigen Beispielen soll dargestellt werden, daß dies auch für viele der – anscheinend – durchlaufenden Formen gilt, für die vielfach stammesgeschichtliche Vorgänge im Bereich der Pleistozän-Holozän-Wende in Anspruch genommen wurden.

1. Arten der jungpleistozänen Kaltsteppen

Sie bestehen zum weitaus größten Teil noch heute, aber sie leben nicht mehr wie im Jungpleistozän alle nebeneinander, sondern in geographisch und auch ökologisch ge-

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 89—97
© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

schiedenen Gebieten. Die jungpleistozänen Kaltsteppen stellten für sie alle einen „Kompromiß" dar und können mit keinem ihrer heutigen Lebensräume direkt verglichen werden (vgl. Storch 1969). Diese Arten besiedeln jetzt ganz überwiegend oder ausschließlich Tundren wie der Halsbandlemming *(Dicrostonyx torquatus)* oder der Lemming *(Lemmus lemmus)*, Steppen wie der Zwergpfeifhase *(Ochotona pusilla)*, der Große Pferdespringer *(Allactaga jaculus)* oder der Dshungarische Zwerghamster *(Phodopus sungorus)* und schließlich Hochgebirge wie die Schneemaus *(Microtus nivalis)* oder das Alpenmurmeltier *(Marmota marmota)*. Das Kennzeichnende an ihren Biotopen — Fehlen geschlossener Wälder und große Winterkälte — war entsprechend auch im Jungpleistozän unseres Gebiets verwirklicht.

Das Nebeneinander dieser Tiere in Mitteleuropa ist das Ergebnis von Wanderungen. Die Hochgebirgsarten, die in den Alpen ihre heutigen Lebensbereiche spätestens seit dem lezten Interglazial eingenommen hatten (vgl. Stehlin 1932, 1933), mußten und konnten während kalter Phasen ihre Areale auf periglaziale Tieflagen ausdehnen. Tundren- und Steppentiere drangen von Osten her vor. Ihr teilweise gemeinsames Erscheinen kann dadurch erleichtert worden sein, daß der Waldgürtel, der ihre heutigen Verbreitungsgebiete in Osteuropa und Sibirien trennt, während kalter Phasen etwas aufgelockert wurde (Woldstedt 1969) und ein Waldgürtel in Mittel- und Westeuropa dann überhaupt fehlt. Daraus und aus der postglazialen Wiederschließung des Waldes kann auch das im wesentlichen zweigeteilte paläarktische Areal der Schmalschädligen Wühlmaus (*Mirotus gregalis,* Verbreitungskarte bei Bobrinskij et al. 1965) resultieren. Die jungpleistozänen Expansionsphasen betrafen aber nicht alle Arten in gleicher Weise, sondern sie waren abhängig von den jeweils herrschenden ökologischen und Konkurrenzverhältnissen und der ökologischen Valenz der Tiere. So lassen sich beim Großen Pferdespringer *(Allactaga jaculus)* zeitlich begrenztere Vorstöße in Europa nachweisen (Chaline 1972; Jánossy 1961), wohingegen andere Arten während des Jungpleistozäns unser Gebiet sehr viel länger besiedelten und sich sogar in Europa artlich gegenüber ihren asiatischen Herkunftspopulationen differenzieren konnten wie z. B. im Subgenus *Colobotis* die Zieselart *Citellus superciliosus* (vgl. Gromov et al. 1965).

Es wurde eingangs darauf hingewiesen, daß sich die Klimaschwankungen des gesamten Quartärs im Untersuchungsgebiet sehr viel stärker ausprägten als in den kontinentalen Gebieten Osteuropa, Sibirien oder Innerasien (vgl. auch Moreau 1955). In diesen Gebieten muß die hier betrachtete Kleinsäugergruppe ihren ökologischen Charakter erworben haben: ihre heutigen offenen, durch große Winterkälte gekennzeichneten Lebensräume bestanden dort seit dem Pliozän ohne die einschneidenden Veränderungen wie in Mittel- und Westeuropa während der Interglaziale. Und sie waren sicherlich auch während des älteren Pleistozäns dort viel mehr verwirklicht als in unserem Untersuchungsgebiet, wo glaziale Kleinsäugerfaunen im Gegensatz zu den jungpleistozänen eher gemäßigten, „Misch"charakter besaßen.

Im ausgehenden Pleistozän bestimmten Tierarten der Kaltsteppen das Bild unserer Kleinsäugerfauna. Das auffälligste Ereignis des Faunenwechsels im Bereich der Pleistozän-Holozän-Wende ist ihr rasches, weitgehend gemeinsames Verschwinden. Die schnell voranschreitende Bewaldung vernichtete ihre Biotope. Diejenigen Populationen der Hochgebirgstiere, die während kalter Phasen in der Nachbarschaft ihrer ehemaligen Lebensräume gelebt hatten, konnten sich wieder dorthin zurückziehen, während Tundren- und Steppenarten im westlichen Europa eliminiert wurden. Für die beiden letztgenannten Gruppen ist sicherlich kein „Nachhauselaufen" in ihre jetzigen Areale anzunehmen, denn die Bewaldung schritt nicht langsam von West nach Ost voran. Ihr Aussterben bei uns konnte dadurch beschleunigt werden, daß sich bei stetiger Reduktion der Lebensräume bestehende Konkurrenzverhältnisse verschärften oder neue entstanden, daß in Jahren mit Populationstiefs die Geburtenraten den Zoll an

den erhöhten Umweltdruck unterschritten und daß eine Art natürlich von einer Klimaänderung zunächst und entscheidender an ihrer Arealperipherie betroffen wird (vgl. GUILDAY 1967; GUTHRIE 1968). Es entfiel schließlich auch die Möglichkeit, den Umweltwechsel auf Grund stammesgeschichtlicher Veränderungen zu überdauern, denn dazu vollzog er sich zu schnell. Aus dieser Gruppe überlebte die Nordische Wühlmaus *(Microtus oeconomus)* länger — im Untersuchungsgebiet mindestens bis ins Neolithikum (STORCH, im Druck), und isolierte Reliktvorkommen bestehen noch heute in Nord- und dem südöstlichen Mitteleuropa. Sie meidet zwar geschlossenen Wald, ihr eurasischer Verbreitungsschwerpunkt ist aber geographisch mit dem Waldgürtel der kühlgemäßigten Breiten verbunden. Entsprechend blieben ihr sicher nasse, unbewaldete Biotope an Gewässern oder in Brüchen über die Pleistozän-Holozän-Grenze hinaus im Untersuchungsgebiet erhalten.

2. Arten unserer gemäßigten Holozänfauna

Einige von ihnen wie z. B. Rötelmaus *(Clethrionomys glareolus)* und Gelbhalsmaus *(Apodemus flavicollis)* lassen sich — wenn auch quantitativ meist nicht bedeutend — auch im Jungpleistozän nachweisen. Während kalter Phasen fehlten sie allerdings in weiten Gebieten völlig; im Süden des Untersuchungsgebiets haben ihnen zusagende waldigere Biotope an lokalen Kleinstandorten wie Steilufern von Flüssen aber wahrscheinlich auch dann bestanden. Besonders die Vegetationsentwicklung während der Interstadiale — etwa die Wärmeschwankungen des Spätglazials — haben ihre Ausbreitung aber sicher gefördert. Wald drang in diesen Abschnitten vor allem entlang der Flüsse von Süden her vor, und es bildete sich ein den heutigen Waldsteppen oder Parktundren ähnlicher Landschaftstyp aus. Diese aufgelockerten Waldbestände bestanden in der Regel aus Baumbirken und -kiefern, nicht aber aus anspruchsvolleren Arten (vgl. auch Beiträge des Vegetationsgeschichtlichen Symposiums, Innsbruck 1971). Dies und die auch während dieser Wärmeoszillationen weiter herrschende Winterkälte und die Trockenheit verhinderten wohl das Erscheinen einer größeren Zahl von Kleinsäugerarten aus dieser Gruppe.

Mit dem Verschwinden der Kaltsteppengesellschaften etablierte sich das Gros der Arten unserer heutigen Fauna. Letzteres läßt im Gegensatz zu ersterem eine zeitliche Staffelung erkennen: Ein Klimarückschlag macht sich in einem Gebiet mehr pauschal bemerkbar, während sich eine Klimaverbesserung differenzierter offenbart. Hierbei hängt das zeitliche Erscheinen von Pflanzen- und Tierarten ab von der geographischen Lage ihrer kaltzeitlichen Refugien, ihrer Ausbreitungsgeschwindigkeit, den Konkurrenzverhältnissen zu ihren Mitwanderern und schließlich von ihrer ökologischen Valenz. Zudem könnte sich die postglaziale Erwärmung im Norden unseres Untersuchungsgebiets später durchgesetzt haben, da hier vielleicht ein abkühlender Einfluß restlicher Eiskappen vorhanden war (FRENZEL 1967; LANG 1952; SOERGEL 1940). Während die Arten der Kaltsteppen von Osten her in das Untersuchungsgebiet vorgedrungen waren, ist für die Holozänfauna eine Einwanderung ganz überwiegend aus südlicher Richtung anzunehmen.

3. „Durchgehende Arten"

Ihren Populationen müßte während der biologischen Caesur an der Pleistozän-Holozän-Wende eine sehr beachtliche ökologische Valenz unterstellt werden. Soweit ihre Überreste Unterschiede erkennen lassen, werden im Schrifttum die jungeiszeitlichen Tiere gegenüber den holozänen vielfach als eigene Unterart gekennzeichnet. Da die eiszeitlichen Reste gewöhnlich die größeren sind, wird zur Interpretation dieses Unterschieds vielfach die BERGMANNsche Klimaregel herangezogen. Sie soll ihren Ausdruck



Abb. 1 (links). Oberarmknochen des Jungeiszeitlichen Riesenmaulwurfs *(Talpa magna.* Würmeiszeit) — *Abb. 2 (rechts).* Oberarmknochen des Europäischen Maulwurfs *(T. europaea.* Neolithikum).

sowohl in räumlich während der Pleistozän-Holozän-Wende einander ablösenden als auch direkt in ansässigen Populationen einer Art finden.

Im folgenden soll jedoch an Hand einiger Beispiele gezeigt werden, daß der Faunenwechsel an der Pleistozän-Holozän-Grenze noch weitreichender war als es die Leitformen der beiden erstgenannten Gruppen erkennen lassen und auch anscheinend durchlaufende Arten betraf. Es wird hier auf die ausführliche Beschreibung morphologischer Details verzichtet (für die Schermäuse *[Arvicola]* wurde dies schon an anderer Stelle ausgeführt [Storch 1971]). Die Abbildungen 1—6 zeigen einige der wesentlichen Unterschiede bei den hier ausgewählten Beispielen Maulwürfe *(Talpa),* Waldspitzmäuse *(Sorex),* Schermäuse *(Arvicola),* Hamster *(Cricetus)* und Feld-/Erdmäuse *(Microtus arvalis/agrestis).* Die Unterschiede zwischen den jungpleistozänen und den holozänen Tieren sind besonders auffällig in den folgenden drei Punkten.

a. Größe: Jungpleistozäne Maulwürfe zeichnen sich im Untersuchungsgebiet gegenüber holozänen durch ihre außerordentliche Körpergröße aus (Abb. 1—2). Beim rezenten Europäischen Maulwurf *(Talpa europaea)* besteht ein ausgeprägter Größendimorphismus der Geschlechter und eine sehr große individuelle ökologische Größenvariabilität. Bei großer Nahrungskapazität des Bodens sind die Tiere in der Regel großwüchsig, ohne jedoch die Ausmaße der eiszeitlichen zu erreichen, und entsprechend sind sie am Nordrand ihres heutigen eurasischen Verbreitungsgebiets, wo härtere Winter herrschen, relativ klein (Stein, z. B. 1963). Hätte sich der Größensprung an der Pleistozän-Holozän-Grenze nur auf ökologischer Grundlage vollzogen, so müßte man trotz der holozänen Aufwärmung eine rapide und einschneidende Verschlechterung der Lebensverhältnisse für den Maulwurf annehmen. Dagegen spricht auch die gesamte übrige Kleinsäugerfauna! Weiterhin vollzieht sich der Größenübergang in meinem Material sprunghaft und zum gleichen Zeitpunkt wie die Ablösung der Kaltsteppenfauna durch die gemäßigte. Diese Beobachtung beantwortet allerdings noch nicht die Frage, ob hierbei verschieden große Populationen einer Art oder verschiedene Arten im Untersuchungsgebiet einander ersetzten. Es lassen sich hierzu aber zusätzliche Befunde aus anderen Gebieten heranziehen wie z. B. aus dem Jungpleistozän von Niederösterreich (Woldřich 1893; Wettstein 1938): Dort liegen beide Größenkategorien ohne Übergangsformen in der gleichen Fundschicht vor. Die große metrische Variationsbreite der Maulwurfreste in manchen süddeutschen jungpleistozänen Fundstellen (z. B. Heller 1955) könnte auch hier auf das Vorhandensein beider hinweisen.

Ich sehe in diesem jungpleistozänen Riesenmaulwurf eine eigene, an die extremen Bedingungen der Kaltsteppe angepaßte Art, *Talpa magna* Woldřich, die zusammen mit Lemmingen, Pfeifhasen usw. durch die holozäne Klimaverbesserung eliminiert wurde. Das Nebeneinander mit dem Europäischen Maulwurf war im Jungpleistozän dort möglich, wo die lokalen Verhältnisse für letzteren einigermaßen günstig waren. Auf mögliche morphologische Unterschiede weist HELLER (1955) hin (vgl. auch in Abb. 1—2 die Einziehungen unter den Epicondyli).

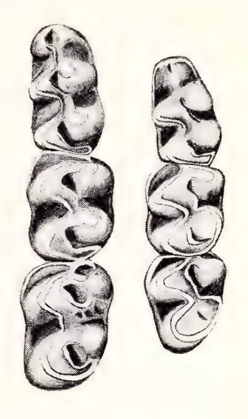


Abb. 3 (links). Kauflächen der unteren Molarenreihen des Jungeiszeitlichen Riesenhamsters *(Cricetus major)* — *Abb. 4 (rechts).* Kauflächen des rezenten Hamsters **(cricetus).** (Zeichn. A. HELFRICHT)

Auch beim Hamster zeichnen sich jungpleistozäne gegenüber rezenten Tieren durch ihre beträchtliche Größe aus (Abb. 3—4). Hier ist die Frage nach dem Zeitpunkt der Ablösung im Untersuchungsgebiet aber schwierig zu beantworten. Darauf soll am Beispiel von Funden aus dem Gebiet der oberen Donau hingewiesen werden. Dort sind Reste des Riesenhamsters in jungpleistozänen Ablagerungen recht häufig. Spärliche Hamsterreste, die über die Dimensionen der Tiere weniger aussagen, liegen auch aus altholozänen Fundkomplexen vor (für das Mesolithikum s. TOBIEN 1939; STORCH, im Druck). WERTH (1936) und VOGEL (1940) nehmen nun an, daß sich die heutigen Hamsterpopulationen dieses Raums direkt von den jungpleistozänen ableiten. Für altholozäne Tiere könnte diese Annahme meines Erachtens gerechtfertigt sein: Das Gebiet der oberen Donau zeigte im Mesolithikum das Bild einer mehr oder weniger geschlossenen Waldlandschaft, und Hamstervorkommen gehen daher wahrscheinlich eher auf ein Überdauern an geeigneten unbewaldeten Kleinstandorten etwa auf der Alb als auf Einwanderung in eine solche grundsätzlich nicht zusagende Waldlandschaft zurück.

Die Ableitung des rezenten *Cricetus cricetus* von der jungpleistozänen Riesenform ist nach FAHLBUSCH (1970:426) nicht möglich. Hiergegen spricht das kompliziertere Kronenmuster und auch die relative Größe der dritten Molaren bei den eiszeitlichen Riesenhamstern (s. Abb. 3—4). Die jungpleistozänen Tiere klassifiziere ich als *C. major* Woldřich. Es bleibt zu belegen, ob der heutige Feldhamster erst nach dem Einsetzen der starken Rodung der Wälder und der Ausbreitung des Getreideanbaus von Osten her vordrang.

b. Morphologie: Andeutungsweise wurde schon auf morphologische Unterschiede bei Maulwürfen und Hamstern hingewiesen.

Die Schermaus aus jungpleistozänen Kaltsteppenfaunen unterscheidet sich von der holozänen *Arvicola terrestris* vor allem durch: 1. Sehr starke und regelmäßige Proodontie der oberen Schneidezähne (Abb. 5—6). Dies ist ein Merkmal von weitgehend subterran lebenden Wühlmausarten. 2. Relativ breite Nasenbeine. Dieses Maß ist gerade in der Gattung *Arvicola* von großem diagnostischem Wert (REICHSTEIN 1963). 3. Gestreckten Rostralteil des Schädels, was z. B. im relativ langen Oberkiefer-



Abb. 5 (oben). Seitliche Schädelansicht der Jungeiszeitlichen Schermaus *(Arvicola antiquus)* — *Abb. 6 (unten).* Seitliche Schädelansicht der rezenten Schermaus *(Arvicola terrestris).*

diastema seinen Ausdruck findet. 4. Sehr starke Aufblähung des Endes der Schneidezahnalveole an der Außenseite des Unterkiefers. Die Ausprägung dieses Merkmals hängt bei rezenten Schermäusen zwar vom Lebensalter und der absoluten Größe der Tiere ab, jedoch erreicht sie hier nicht das Ausmaß wie bei jungpleistozänen Exemplaren. — Diese Form endet in meinem Material gemeinsam mit Zieseln, Lemmingen usw. am Ende des Spätglazials, und sie scheint während des Jungpleistozäns den Häufigkeitsschwankungen von *Lemmus* und *Dicrostonyx,* nicht aber von „temperierteren" Wühlmausarten oder Steppenformen zu folgen (Storch 1973). Unsere heutige Schermaus *Arvicola terrestris* kann gebietsweise im Spätglazial vorliegen (Storch, im Druck), so daß in manchen Fundkomplexen zwei *Arvicola*formen nebeneinander auftreten; z. B. ohne taxonomische Bewertung bei Mandach 1927 und 1930: Kanton Schaffhausen und badischer Hegau. Morphologisch zwischen beiden vermittelnde Funde fehlen sowohl beim zeitlichen Hinter- als auch Nebeneinander.

Diese Fakten bezeugen gemeinsam die artliche Eigenständigkeit der jungpleistozänen Schermaus — entsprechendes gilt auch gegenüber der zweiten rezenten Art dieser Gattung, *A. sapidus* aus SW-Europa. Auf die jungpleistozäne Art ist der Name *A. antiquus* Pomel zu beziehen.

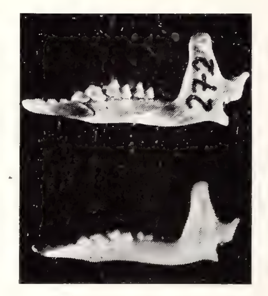


Abb. 7. Außenansicht des Unterkiefers von *Sorex* sp. (Jungpleistozän) *(oben)* — *Abb. 8 (unten):* Außenansicht des Unterkiefers der rezenten Waldspitzmaus *(Sorex araneus).* Alle Aufn. Senck.Mus. (E. Haupt)

Taxonomisch nicht abschließend zu bewerten ist hingegen das in Abb. 7—8 dargestellte Beispiel aus der auch im Rezenten nicht unproblematischen Waldspitzmausgruppe. Mit wenigen Ausnahmen wie z. B. Stehlin (1932) werden im Schrifttum *Sorex*-Funde aus dem jüngeren Pleistozän Mitteleuropas, die morphologisch und auch metrisch der rezenten Waldspitzmaus *(S. araneus)* ähneln, dieser zugeordnet. Im Untersuchungsgebiet lassen sich aber auch hier Verhältnisse erkennen, die an diejenigen bei *Arvicola* erinnern. Ein Großteil der „Waldspitzmäuse" aus jungpleistozänen Kaltsteppenfaunen läßt sich vom rezenten *S. araneus* durch deutlich robustere untere Schneidezähne und vordere Vorbackenzähne unterscheiden. Im übrigen fallen sie metrisch in den Variationsbereich heutiger Populationen (Abb. 7—8). Die rezente Art läßt sich lokal auch in Kaltsteppengemeinschaften belegen, und vermittelnde Fundstücke scheinen auch dann zu fehlen.

Es spricht manches dafür, daß es sich um verschiedene Arten handelt. Ich wähle für die jungeiszeitliche, robust bezahnte Form die indifferente taxonomische Kennzeichnung *Sorex* sp., denn auf Grund des verfügbaren rezenten Vergleichsmaterials und des Erhaltungszustandes des Fossilmaterials kann ich nicht abklären, ob sie heute außerhalb des Untersuchungsgebiets — etwa in Sibirien — noch besteht oder wie *Talpa magna* und *Cricetus major* mit Beginn des Holozäns eliminiert wurde.

c. Variabilität: Es liegen zahlreiche Beobachtungen vor, daß die Variabilität des Kauflächenmusters von Wühlmausmolaren in würmeiszeitlichen Kaltphasen erheblich ist. In Abbildung 9 ist ein Beispiel aus der Feld-/Erdmausgruppe *(Microtus arvalis/agrestis)* an dem bei Arvicoliden diagnostisch wichtigsten ersten unteren Molaren dargestellt. Die Formenmannigfaltigkeit betrifft im wesentlichen die Vorderloben der Zähne. Die Anzahl und Ausprägung von Varianten und der quantitative Anteil ein-

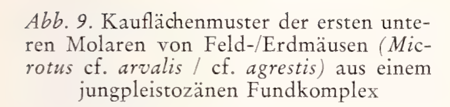
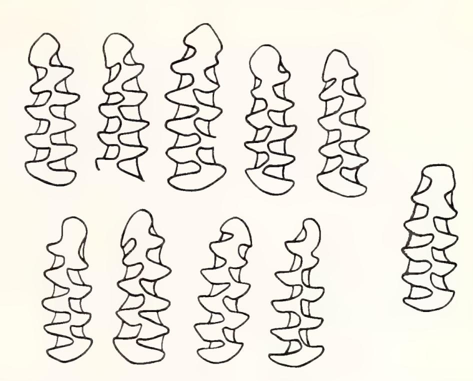


Abb. 9. Kauflächenmuster der ersten unteren Molaren von Feld-/Erdmäusen *(Microtus* cf. *arvalis* / cf. *agrestis)* aus einem jungpleistozänen Fundkomplex



zelner Varianten sind in diesem Fall beachtlich (Storch 1973). Im Übergangsbereich Pleistozän-Holozän wird diese Situation häufig von einer erstaunlichen Einheitlichkeit abgelöst: Der in Abbildung 9 rechts gezeigte Typ („neolithicus") wird z. B. in Fundstellen des Kantons Schaffhausen nun ganz beherrschend (Mandach 1927). Zu diesem Sachverhalt seien zwei Befunde als Diskussionsbeitrag angeführt. 1. Die jungpleistozäne Schermausart *Arvicola antiquus* zeichnet sich durch eine beachtliche M_1-Kauflächenvariabilität aus (Abb. 10, Fig. 1—5 von links), während die sie ablösende Schermaus *Arvicola terrestris* im Altholozän relativ einheitlich ist (Abb. 10, rechte Fig. in ± deutlicher Ausprägung). Allein auf Grund des M_1-Musters lassen sich jedoch in der Feld-/Erdmausgruppe keine systematischen Folgerungen — etwa auf gleiche Verhältnisse wie bei *Arvicola* — ziehen. 2. In isolierten Wühlmauspopulationen kann eine bestimmte Kauflächenvariante bestimmend werden (z. B. Storch 1972). Die mehr oder weniger geschlossene Bewaldung im Altholozän konnte die Isolierung von Feld-/Erdmauspopulationen und damit die Ausprägung eines bestimmten Musters sicherlich mehr als die offene Kaltsteppe begünstigen.

Auch in dieser Gruppe der „durchlaufenden" Arten wurde demnach die Pleistozän-Holozän-Grenze vielfach nicht mit der ökologischen Valenz einer Art überbrückt, sondern an die extremen Verhältnisse der Kaltsteppen angepaßte Arten wurden von den heute hier lebenden abgelöst. Dies zeigen insbesondere die Beispiele der Gattungen *Talpa, Arvicola* und *Cricetus.* Daneben gibt es aber auch Arten wie die Zwergspitzmaus *(Sorex minutus),* deren Reste in diesem Zeitbereich keinerlei Veränderungen erkennen lassen.

Die jungpleistozänen *Talpa magna, Arvicola antiquus* und *Cricetus major* scheinen rezent nirgends mehr zu bestehen und sind so kaum der Gruppe der Kaltsteppentiere zuzuschlagen, die ja nur ihre jungeiszeitlichen Arealgewinne wieder preisgaben. Dies führt zu der Arbeitshypothese, daß diese Arten auf den Westen der Palaearktis beschränkt waren und so nicht über den Klimawechsel an der Pleistozän-Holozän-



Abb. 10. Kauflächenmuster der ersten unteren Molaren der Jungeiszeitlichen Schermaus (*Arvicola antiquus;* Fig. 1—5 von links) und der rezenten Schermaus (*A. terrestris;* rechte Fig.) (Abb. 9—10 nach Storch 1973)

Wende hinaus in den annähernd unverändert, d. h. kontinental gebliebenen Gebieten Eurasiens fortleben konnten. *Arvicola antiquus* ist z. B. bisher in England, Frankreich, Süddeutschland und vielleicht auch Niederösterreich nachgewiesen worden (Heim de Balsac u. Guislain 1955; Hinton 1926; Wettstein 1938). Das bedeutet gleichzeitig, daß diese Arten ihren ökologischen Charakter im Jungpleistozän hier bei uns erworben haben müssen. Bei Maulwürfen und Hamstern liegen schon in älteren Abschnitten des Pleistozäns Riesenformen *(Talpa episcopalis, Cricetus runtonensis)* neben "normalwüchsigen" vor. Ihre stammesgeschichtlichen Beziehungen zu den jungpleistozänen Großformen sind noch in der Diskussion, doch könnte man gegebenenfalls in ihrer Körpergröße eine Präadaptation an die kaltzeitlichen Bedingungen des Hoch- und Spätwürm vermuten.

Abschließend sei noch folgendes betont: Die im vorstehenden erörterte biologische Caesur am Ende der Eiszeit ist nur lokal zu betrachten. Auch innerhalb des Untersuchungsgebiets wird sie — etwa im Süden und Norden — nicht absolut zeitgleich gewesen sein und offenbart sie sich z. B. im Auftreten einzelner Arten differenziert in den verschiedenen Fundstellen. Eine Verknüpfung mit der glazialgeologischen Gliederung schließlich ist sehr problematisch, denn Gletscher und Tiere können bei Klimaschwankungen ganz unterschiedlich schnell reagiert haben.

Zusammenfassung

Der Klimawechsel an der Pleistozän-Holozän-Grenze war im Untersuchungsgebiet besonders schnell und einschneidend. Die Kleinsäugerfauna dieses Zeitbereichs läßt sich in drei Gruppen aufteilen:

1. Arten der jungpleistozänen Kaltsteppen. Sie bestehen in kontinentalen Gebieten der Holarktis noch heute. Von dort aus wanderten sie bei uns ein und dort hatten sie ursprünglich ihren Klimacharakter erworben. Sie wurden im Untersuchungsgebiet mit der holozänen Aufwärmung rasch und annähernd gleichzeitig eliminiert.
2. Arten der gemäßigten Holozänfauna. Sie erscheinen zeitlich gestaffelt im Holozän, einige wenige lassen sich auch im Jungpleistozän nachweisen.
3. „Durchgehende" Arten. An Beispielen wird gezeigt, daß zumindest einige davon nicht, wie meist angenommen wird, durch ihre ökologische Valenz die biologische Caesur an der Pleistozän-Holozän-Grenze überdauerten, sondern kaltsteppenangepaßte Arten von den heutigen abgelöst wurden. Im Gegensatz zur Gemeinschaft der Gruppe 1 waren die jungpleistozänen Arten der Gruppe 3 wahrscheinlich auf den Westen der Palaearktis beschränkt und mußten dementsprechend hier im Jungpleistozän ihren Klimacharakter erworben haben. Sie bestehen heute nicht mehr.

Summary

The small mammal fauna of southern Germany during the pleistocene-holocene-boundary

The climatic change at the pleistocene-holocene-boundary was very sudden and severe in the region under study. The small mammal fauna of this period can be arranged in three groups:

1. Species of the upper pleistocene cold steppes. They persist in their continental holarctic areas where they acquired their ecological characters, and from where they penetrated our region. The became extinct very rapidly and nearly all rather contemporarily.
2. Species of the temperate holocene fauna. They appear successively during the lower holocene: few of them have been found also during the upper pleistocene.
3. Species which were often thought to be identical as well in upper pleistocene as in holocene faunas. But examples demonstrate that at least some of them have not persisted the severe biological cut: cold adapted species were replaced by the recent ones in these cases. Contrarily to the species of group 1 the upper pleistocene species of group 3 were restricted to the western palaearctic. Here they must have acqired their ecological characters. They did not survive to recent times.

Literatur

Bobrinskij, N. A.; Kusnezov, B. A.; Kusjakin, A. L. (1965): Bestimmungsschlüssel der Säugetiere der UdSSR. Moskau.

Chaline, J. (1972): Le Quaternaire — L'Histoire humaine dans son environnement. Paris.

Fahlbusch, V. (1970): In Koenigswald, W. v.: Mittelpleistozäne Kleinsäugerfauna aus der Spaltenfüllung Petersbuch bei Eichstätt. Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. **10,** 407—432.

Firbas, F. (1952): Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich der Alpen. **2,** Jena.

Frenzel, B. (1967): Die Klimaschwankungen des Eiszeitalters. Wissenschaft **129,** Braunschweig.

— (1968): Grundzüge der pleistozänen Vegetationsgeschichte Nord-Eurasiens. Erdwiss. Forschung **1,** Wiesbaden.

Gromov, I.; Bibikov, D.; Kalabuchov, N.; Meier, M. (1965): Fauna SSSR: Säugetiere 3, Marmotinae. Moskau, Leningrad.

Guilday, J. E. (1967): Differential extinction during late-pleistocene and recent times. In Martin, P. S.; Wright, H. E. (ed.): Pleistocene extinctions. The search for a cause. New Haven and London.

Guthrie, R. D. (1968): Paleoecology of a Late Pleistocene small Mammal Community from Interior Alaska. Artic **21,** 223—244.

Heim de Balsac, H.; Guislain, R. (1955): Evolution et spéciation des campagnols du genre *Arvicola* en territoire Français. Mammalia **19,** 367—390.

Heller, Fl. (1955): Die Fauna. In Zotz, L. F.: Das Paläolithikum in den Weinberghöhlen bei Mauern. Quartär-Bibl. **2,** 220—307.

Hinton, M. A. C. (1926): Monograph of the voles and lemmings (Microtinae) living and extinct. Vol. I. London.

Jánossy, D. (1961): Die Entwicklung der Kleinsäugerfauna Europas im Pleistozän (Insectivora, Rodentia, Lagomorpha). Z. Säugetierkunde **26,** 1—11.

Lang, G. (1952): Zur späteiszeitlichen Vegetations- und Florengeschichte Südwestdeutschlands. Flora **139,** 243—294.

Mandach, E. v. (1927): Die kleineren Wirbeltiere der prähistorischen Station „Bsetzi" bei Thayngen (Kanton Schaffhausen) Schweiz. Ber. naturforsch. Ges. Freiburg i. Br. **27,** 97—143.

— (1930): Die kleineren Wirbeltiere. In Peters, E.: Die altsteinzeitliche Kulturstätte Petersfels. Augsburg.

Moreau, R. E. (1955): Ecological changes in the Palaearctic Region since the Pliocene. Proc. zool. Soc. London, **125,** 253—295.

Reichstein, H. (1963): Beitrag zur systematischen Gliederung des Genus *Arvicola* Lacepede 1799. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. **1,** 155—204.

Soergel, W. (1940): Zur biologischen Beurteilung diluvialer Säugetierfaunen. Sb. Heidelberg. Akad. Wiss., math.-nat. Kl. 1940 4, 1—39.

Stehlin, H. G. (1932, 1933): In Dubois, A.; Stehlin, H. G.: La grotte de Cotencher, station moustérienne. Mém. Soc. pal. suisse **52,** 1—178 (T. I), **53,** 179—292 (T. II).

Stein, G. (1963): Unterartengliederung und nacheiszeitliche Ausbreitung des Maulwurfs, *Talpa europaea* L. Mitt. zool. Mus. Berlin **39,** 379—402.

Storch, G. (1969): Über Kleinsäuger der Tundra und Steppe in jungeiszeitlichen Eulengewöllen aus dem nordhessischen Löß. Natur und Museum **99,** 541—551..

— (1971): Die Pleistozän-Holozän-Grenze bei *Arvicola* in Süddeutschland. Vortrag, gehalten auf dem Symposium theriologicum, Brno CSSR.

— (1972): In Besenecker, H.; Spitzenberger, F.; Storch, G.: Eine holozäne Kleinsäuger-Fauna von der Insel Chios, Ägäis. Senckenbergiana biol. **53,** 145—177.

— (1973): Jungpleistozäne Kleinsäugerfunde (Mammalia: Insectivora, Chiroptera, Rodentia) aus der Brillenhöhle. Forsch. u. Ber. Vor- u. Frühgesch. Baden-Württemberg 4.

Tobien, H. (1939): Die Kleinsäugerreste aus der Falkensteinhöhle im oberen Donautal. Bad. Geol. Abh. **10,** 126—130.

Vegetationsgeschichtliches Symposium im Rahmen der Tagung der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Innsbruck 1971. Ber. deutsch. botan. Ges. **85,** H. 1—4.

Vogel, R. (1940): Die alluvialen Säugetiere Württembergs. Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württ. **96,** 89—112.

Werth, E. (1936): Der gegenwärtige Stand der Hamsterfrage in Deutschland. Arb.biol. Reichsanst. Land- u. Forstwirt. Berlin **21,** 201—253.

Wettstein, O. v.; Mühlhofer, F. (1938): Die Fauna der Höhle von Merkenstein in N.-Ö. Arch. Naturgesch., N.F. **7,** 514—558.

Woldřich, J. N. (1893): Reste diluvialer Faunen und des Menschen aus dem Waldviertel Niederösterreichs. Denkschr. kaisl. Akad. Wiss., math.-nat. Kl. **60.**

Woldstedt, P. (1969): Quartär. Handb. stratigr. Geol. **2.** Stuttgart.

Anschrift des Verfassers: Dr. G. Storch, D—6000 Frankfurt a. M., Forschungsinstitut Senckenberg, Senckenberganlage 25

Investigations on the Sciurid manus

I. Some new taxonomic characters and their importance in the classification of squirrels

By Charles A. Long and Joseph Captain

Receipt of Ms. 28. 1. 1973

Introduction

The structure of the manus is important in the classification of the Sciuridae. Some of the characters of the manus that distinguish high taxonomic groups result perhaps from evolutionary convergence, but others are conservative and useful. Some trends in form of the manus are irreversible, and therefore reveal phylogenetic information.

The characters of the forefoot augment those of the teeth and baculum in sciurid classification.

Materials and methods

The forefoot of specimens in Nearctic *Eutamias (minimus* 32, *amoenus* 2, *dorsalis* 2, *merriami* 1, *ruficaudus* 1, *quadrivittatus* 2, *umbrinus* 9, *ruficaudus* 1*), Tamias striatus* 86, *Marmota (monax* 5, *flaviventris* 2*), Spermophilus (tridecemlineatus* 34, *spilosoma* 1, *mexicanus* 1, *franklinii* 5, *lateralis* 9, *tereticaudus* 3, *variegatus* 3, *armatus* 3, *richardsonii* 8, *beldingi* 1, *townsendii* 1, *washingtonii* 1, *beecheyi* 1, *undulatus* 1*), Ammospermophilus (leucurus* 1, *harrisii* 3*), Cynomys (leucurus* 3, *ludovicianus* 1*), Tamiasciurus (douglasii* 1, *hudsonicus* 70*), Sciurus (niger* 24, *carolinensis* 41*), and Glaucomys (sabrinus* 6, *volans* 22*),* as well as three Oriental species *(Petaurista lena* 1; *P. grandis* 1; *Sciurus lis* 1) and one South American species *(Sciurus granatensis 2)* was examined of preserved skins in the University of Wisconsin-Stevens Point Museum of Natural History. A skin of *Aplodontia rufa* was also examined. Representative skins obtained on loan of some genera of South American, African, and Asian squirrels were examined, including two *Microsciurus mimulus* (Colombia), two *Sciurotamias davidianus* (Wen Chuhn, China), two *Callosciurus caniceps* (Siam), two *Menetes berdmorei* (Viet Nam), one *Ratufa bicolor* (South Viet Nam), one *Reithrosciurus macrotis* (Borneo), two *Nannosciurus borneanus* (Borneo) one *Rhinosciurus laticaudatus tupaioides* (Malaya), two *Heliosciurus rufobrachium* (Ogouma, Africa), one *Myosciurus minutus* (Kamerun, Africa), two *Protoxerus stangeri* (Ogouma, Africa) and two *Epixerus wilsoni* (Pemba, Nyambi, Africa).

Results and discussion

Systematics of recent Sciuridae

The Sciuridae have received much attention from taxonomists and paleontologists (Pocock, 1922, 1923; Bryant, 1945; Moore, 1959; Wilson, 1960; Black, 1963; and others). *Sciurus* is usually considered a generalized, primitive form. Subfamilies listed in Black are Sciurinae and Petauristiae. The former includes the tribes Tamiini (chipmunks), Sciurini *(Sciurus, Tamiasciurus,* and other scansorial forms), Funambulini *(Myosciurus, Funambulus,* etc.), Callosciurini (numerous diverse genera such as *Callosciurus, Nannosciurus, Menetes, Sciurotamias),* Marmotini (holarctic ground

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 98—102
© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

squirrels and marmots), and Xerini (African ground squirrels). The Petauristinae contains a dozen genera of volant squirrels.

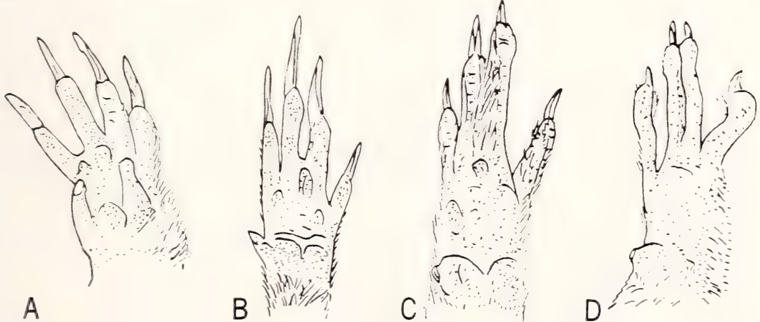
Many modern workers have removed *Tamiasciurus* from Sciurini (MOORE, 1959) chiefly because its simple penis usually lacks a baculum. MOORE arranged *Tamiasciurus* with *Sciurotamias,* but BLACK placed the latter in the Callosciurini. BLACK doubted that the Petauristinae is a natural group, and stated that the group arose from "tree squirrels", probably *Sciurus* and *Callosciurus.* The recent taxon closest in relationship to the Sciuridae is the exceptionally primitive Aplodontidae of the American Northwest.

Patterns and characters

Study of the sciurid forefoot reveals important patterns and new characters, some of which are phylogenetically irreversible.

The sciurid manus functions in digging, holding food, scampering, climbing, grooming and copulation. No generalizations seem to have been recorded regarding structure of the sciurid foot excepting comments on the elongation of the bones of the limb and manus in arboreal and flying squirrels (PITERKA, 1936; BRYANT, 1945) and an observation that some squirrels are "perissodactyl" in having the third digit longest whereas others are "artiodactyl" having the third and fourth nearly equal, the fourth slightly longer (POCOCK, 1922). POCOCK and others have mentioned that squirrels generally have a nail on the first digit, and BRYANT stated that all Nearctic squirrels possess one excepting *Cynomys,* which has a stout claw.

WOOD (1962) described the partially complete manus in several paramyid (= ischyromyid) fossils. In *Leptotomus* the thumb seemed "divergent", and the pattern of the digits was problematic though metacarpals III and IV were subequal. In *Ischyrotomus* IV was elongate but III possibly longer, and the thumb appeared robust. In *Pseudotomus* the "strongly divergent" thumb was robust and freely movable. The third digit was longest and IV was longer than II, which exceeded V in length. The elongate digit III is unlike that of modern arboreal squirrels. Probably some ancestral squirrels and certainly some ancestral rodents (ischyromyids) were semi-arboreal, showing some scansorial adaptations such as elongate tail according to WOOD.



Manus in some sciuromorph rodents. A. *Aplodontia rufa;* B. *Spermophilus mexicanus;* C. *Sciurus carolinensis;* D. *Glaucomys volans*

Assuming semi-arboreal *Aplodontia rufa,* of the closely related and primitive Aplodontidae, has a primitive structure of the manus, then the ancestral sciurid foot was probably pentadactyl with the first digit functional and armed with a claw, the second digit longer than the fifth, and the third the longest (Fig.), as in *Pseudotomas.* This pattern is widespread in the Rodentia.

In burrowing ground squirrels and their allies (Marmotini) the first digit is extremely short, the third longest (perissodactyl), the second is longer than the fifth usually, and the small "nail" on the pollex is usually somewhat pointed (except in *Marmota)* (see Fig.). Fossorial mammals such as pocket gophers, badgers, and moles show a similar development of the second and third digits.

Tamias, Eutamias, Tamiasciurus, Sciurotamias, and *Rhinosciurus* have a generally artiodactyl pattern; the paired subequal digits (III, and IV, II and V) are not so specialized in elongation of the outermost digits as seen in the pattern of arboreal and volant species. All of these genera spend much time on the ground, and their taxonomic affinities with other sciurids are unknown. *Rhinosciurus* is extremely specialized for feeding on ants.

In the arboreal pattern, found also in the volant species, the fourth toe is markedly longer than the third. The rudimentary first digit bears a nail-like structure. The fifth toe, as well as the fourth, shows elongation, and they both ordinarily exceed the second in length (see Fig.).

The tendency to lengthen the lateral digits and relatively speaking to concomitantly suppress the inner ones is adaptive in a form which climbs vertical, cylindrical tree trunks. The arms and sharply clawed digits must encompass much of the curved surface to prevent the squirrel from falling backward.

Evolution of ancestral squirrels

The Sciuridae probably arose from the extinct Paramyidae (Bryant, 1945; Wilson, 1949; Black, 1963), now regarded by Black (1971) as the Ischyromyidae. They show close resemblance to recent *Sciurus* in the pattern of the molar teeth (Wood, 1962). Wilson (1960), Bryant (1945), and Black (1963) suggest that the ancestral (Oligocene) squirrels were ground forms, although Wilson has discussed the popular acceptance of *Sciurus* as primitive. Wood (1962) has shown semi-arboreal specializations in ischyromyids.

Evolution of ground squirrels

In North America *Tamias* is the oldest genus that survives today, closely related to *Protosciurus* (Black, 1963). *Spermophilus* appears in the record later, and *Marmota* even later. Our study of the manus shows *Marmota* to resemble *Spermophilus* and *Cynomys* in digital pattern, but the broad nail on the nearly vestigial pollex in marmots indicates some divergence from the spermophiles. The foot of *Cynomys* is advanced beyond that in *Spermophilus,* and this specialization is consistent with the hypothesis of Nadler et al. (1971) and Black (1963) that *Spermophilus* is the ancestor of *Cynomys.*

The marmots are interesting because their pattern of the manus resembles that of semi-fossorial *Spermophilus* and *Cynomys,* yet the pollex bears a broad "nail". *Marmota marmota* lacks the pollex and nail (Pocock, 1922). The nail suggests a surprising affinity with tree squirrels or, much more likely, a general preference for boulders and other rocky habitats (for example, in *Marmota flaviventris* of the Rocky Mountains). In any event, the broad nail reveals a significant divergence from the holarctic ground squirrels and *Cynomys.* Assignment of all these terrestrial squirrels to the Marmotini is based chiefly on a strong resemblance of the baculum (Pocock, 1923) and teeth (Black, 1963).

According to Pocock (1923) the African ground squirrels, Xerini, have the middle digit longest, although IV is slightly longer than II. Thus, surprising convergence with the ground dwellers' pattern in the Marmotini is evident.

Evolution of rock squirrels

The hoof-like form of the pollex in *Ratufa* indicates a preference for a hard stony substrate, but this squirrel is strictly arboreal, with arboreal digits. Perhaps the Ratufini paralleled the rock and tree hyraxes in form and function of the manus. Another possibility is that the pollex of *Ratufa* is adapted to standing on the main branches of trees, even more so than of *Sciurus.* The rock squirrel *(Spermophilus variegatus)* shows a moderately broad claw on the pollex. *Sciurotamias* also prefers rocky ground and possesses a fairly broad nail. Marmots often live in rocky habitat, and most of them possess a robust "nail" or hoof. The broad nail is apparently an adaptive, inconstant character in the Sciuridae.

Evolution of tree squirrels and flying squirrels

Tree squirrels appeared as fossils in the Miocene (Dawson, 1967; Black, 1963) and their record is only fair (see also Mein, 1970). The arboreal pattern of the digits is seen in Asia, Africa, Europe and the Americas and is highly correlated to scansorial habits.

Reithrosciurus resembles *Sciurus* in general form, structure of the manus, and even of the baculum (see Pocock, 1923, p. 214), but in its habits this squirrel has apparently returned to the ground (Walker, 1964, p. 677). The fossil record for volant squirrels is also poor, although one is known from the Miocene (but see Black, 1963, p. 239). The volant squirrels possibly arose polyphyletically. Piterka (1936) showed numerous arboreal-volant homologies, and Black (1963) suggested that some genera arose from *Sciurus* and other from *Callosciurus.* The structure of the manus in *Glaucomys* and *Petaurista* is similar to that of *Sciurus* and other arboreal squirrels, except that *Petaurista* is advanced in loss of the pollex.

The Petauristines show amazing diversity in bacular form (Pocock, 1923, p. 244—248) as well as in characters of the tail and flight membrane. *Eoglaucomys* ist most markedly divergent, though its baculum is possibly derived from the *Sciurus* pattern. The penis bone in *Petaurista* and *Hylopetes* though differing greatly could have developed from the pattern in *Sciurus.* The slender bone in *Glaucomys* is not formed usually as figured by Pocock, and resembles somewhat the bone in *Sciurus.*

Summary and conclusions

Our study of the manus and consideration of other characters (tail, cheek pouches, penis, teeth) suggest that the Marmotini, as recognized by Black (1963) is as well differentiated as (or more so than) the Petauristinae. Although Petauristines are probably polyphyletic, with nevertheless a high degree of evolutionary homodynamy, the manus shows that their origin lies in arboreal squirrels probably taxonomically near *Sciurus.* The baculum in its diversity reflects nonetheless a *Sciurus* pattern. The holarctic ground squirrels *(Spermophilus, Cynomys,* and their close relatives) differ significantly from marmots in the form of the pollex. However, in anal glands and pattern of the digits of the manus the two groups show close relationship. *Ratufa* is distinctive in the Sciurinae in structure of the manus, and of the baculum (Pocock, 1923). *Rhinosciurus* seems highly divergent from the arboreal and gliding squirrels in dental and cranial characters, and the foot shows little resemblance to them. *Petaurista, Rhinosciurus, Menetes, Myosciurus,* and *Nannosciurus* lack a pollex and are ruled out as ancestors of any of the other genera examined. *Nannosciurus* and *Menetes* resemble *Callosciurus* in bacular form (Pocock, 1923, p. 220) and

apparently are descended from it or a close relative. New world chipmunks, *Tamiasciurus, Sciurotamias,* and *Rhinosciurus* neither resemble the arboreal forms nor the Marmotini in structure of the manus, and are somewhat intermediate in form of the manus. None of them should be arranged with the Sciurini in our opinion.

Acknowledgements

We thank Drs. Clyde Jones and Frank Greenwell of the Division of Mammals, United States National Museum, for the loan of numerous exotic squirrels mentioned above. Drs. Craig Black, Texas Tech. University Museum, and David Webb, Florida State Museum, provided helpful suggestions and criticisms for all our studies on the sciurid manus.

Zusammenfassung

Untersuchungen an der Hand von Sciuriden. I. Einige neue taxonomische Merkmale und ihre Bedeutung für die Klassifikation der Hörnchen

Die Ausbildung der Vorderfußzehen wurde an einer großen Zahl von Sciuriden vergleichend untersucht und in ihrer taxonomischen Bedeutung erörtert. Bei grabenden Formen ist die 3., bei baumlebenden die 4. Zehe die längste. Zwischen beiden Gruppen vermitteln wenig spezialisierte, „artiodactyle“ Arten, bei denen 3. und 4. Finger gleich lang sind *(Tamias, Eutamias, Tamiasciurus, Sciurotamias* und *Rhinosciurus).* Unter den Marmotini nehmen amerikanische Arten durch den Besitz eines Nagels am Pollex eine Sonderstellung ein. Ein Daumen fehlt aber bei *Marmota marmota* wie auch bei manchen Baum- und Flughörnchen: *Petaurista, Rhinosciurus, Menetes, Myosciurus* und *Nannosciurus.* Im übrigen unterscheiden sich hinsichtlich der Finger die Marmotini von den anderen Sciurinae mehr als die Baumhörnchen von den Flughörnchen.

Literature

Black, C. C. (1963): A review of the North American Tertiary Sciuridae. Bull. Mus. Comp. Zool. **130**, 109—248.

— (1971): Paleontology and geology of the Badwater Creek area, central Wyoming. Part 7. Rodents of the family Ischyromyidae. Annals Carnegie Mus. **43**, 179—217.

Bryant, M. D. (1945): Phylogeny of nearctic Sciuridae. Amer. Midl. Nat. **33**, 257—390.

Dawson, M. R. (1967): Fossil history of the families of Recent mammals. In Anderson, S.; Jones, J. K., jr.: Recent mammals of the world A synopsis of families. P. 12—53. New York: The Ronald Press.

Mein, P. (1970): Les sciuropteres (Mammalia, Rodentia) neogenes d'Europe occidentale. Geobios **3**, 7—77.

Moore, J. C. (1959): Relationships among living squirrels of the Sciurini. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **118**, 155—206.

Nadler, C. F.; Hoffmann, R. S.; Pizziminti, J. J. (1971): Chromosomes and serum proteins of prairie dogs and a model of *Cynomys* evolution. J. Mammal. **52**, 545—555.

Piterka, H. E. (1936): A study of the myology and osteology of tree sciurids with regard to adaptation to arboreal, glissant and fossorial habits. Trans. Kansas Acad. Sci. **39**, 313—332.

Pocock, R. I. (1922): On the external characters of the beaver *(Castoridae)* and of some squirrels (Sciuridae). Proc. Zool. Soc. London 1922, 1171—1212.

— (1923): The classification of the Sciuridae. Proc. Zool. Soc. London, 1923, 209—246.

Wilson, R. W. (1960): Early Miocene rodents and insectivores from northeastern Colorado. Univ. Kansas Paleontol. Contr. Vertebrata **7**, 1—92.

Wood, A. E. (1962): The early Tertiary rodents of the family Paramyidae. Trans. Amer. Phil. Soc. (n. s.) **52**, 1—261.

Authors' address: Dr. Charles A. Long and Joseph Captain, Museum of Natural History and Department of Biology, University of Wisconsin, Stevens Point, Wisconsin 54481

Biology of the rice rat *(Oryzomys palustris natator)* in a laboratory environment

II. General skull morphology

By A. Wallace Park, Mary Benstead and B. J. A. Nowosielski-Slepowron

Departments of Dental Surgery, Medical Art and Biological Sciences, University of Dundee

Receipt of Ms. 29. 6. 1972

Introduction

The rice rats of the genus *Oryzomys* form part of the muroid subfamily Cricetinae which includes approximately 60 groups currently accepted as having generic status. Taxonomic studies by Ellerman (1941) and Rinker (1954) have accepted 57 of these groups as being valid genera and there is enough evidence to warrant full generic status for the remaining groups.

Various taxonomists have endeavoured to bring order into the complex inter-relationships of the cricetine genera but, in spite of their efforts, confusion still exists and is regarded by Rinker (1954) as being partially due to the reliance placed by workers on what is an inadequate set of characters, and on the failure to make allowances for the phenomenon of convergent evolution which usually exhibits its most striking changes in the dentition.

The immense task of clarifying the inter-relationships within the Cricetinae has not moved far beyond the point reached by Ellerman (1941) apart from extensive work on the neotropical phyllotine group by Hershkovitz (1944, 1955, 1960, 1962, 1966) and little can be added to his original comments although they are some 30 years old.

In the present survey, we are dealing with an inbred feral strain of rice-rat *(Oryzomys palustris natator)* whose introduction to a laboratory environment has already been reported (Park, Nowosielski-Slepowron 1972). The fact that Ellerman (1941) has shown cranial characteristics to be of no use in arranging a key to cover the Cricetinae since all are more or less generalized Muridae and there are few characteristics that cannot be duplicated in any of the large genera, means that we must approach the present interpretation of the skull with caution.

Basic description of *Oryzomys* characteristics – both general and skull – stems from the observations of Merriam (1901) and Goldman (1918) although the original description was made by Chapman (1893) in relation to *O. palustris natator*. One account of *Oryzomys palustris natator* skull morphology is included in Merriam's (1901) observations and is based on a small number of specimens. Merriam stated that „ . . . skull large and massive, elongated, flattened on top, with strongly projecting everted superciliary ridges, which greatly increase the breadth across the orbits posteriorly, zygomata moderately spreading; palatal slits large and open. Compared with *Oryzomys palustris palustris* the skull is much larger and heavier, with broadly expanded supraorbital ridges and much larger and more broadly open incisive foramina".

It is obvious from these comments that the description of the rice rat skull morphology encompasses a wide range of variation and that, in the present study, we

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 103—109
© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

are unable to make any comparisons between O. *palustris palustris* and O. *palustris natator.* At the present time, the Dundee rice rat colony can be envisaged as approaching the state of an inbred strain, thus variations which may have arisen cannot be compared with original wild stock until specimens are available from such stock. Our aim, therefore, is to present an account of the skull morphology of rats of the Dundee colony to allow some comparison to be made with the well-documented albino laboratory rat *(Rattus norvegicus).*

The future use of the rice rat as a laboratory animal depends partly on the establishing of a standard of existing morphology and partly on the sequence of the growth pattern without which no experimental procedures can be contemplated.

Material and methods

Rat Selection: The material used for this study was obtained from a 1-month series of rice rats *(Oryzomys palustris natator)* ranging from 1 to 16 months inclusive. Over 100 rats were used of which there were approximately equal numbers of male and females. Animals derived from a 24-hour series covering birth to 30 days were also examined but were excluded from the present observations on the proviso that morphological standard should be made on mature animals before coming involved with developmental changes.

Specimen Preparation: The rats were killed by an overdose of ether, various body measurements were made for future work and the heads were removed and immediately placed in a solution of 2 % calcium acetate / 10 % formalin at a pH of approximately 7. Maceration of the skulls was first attempted by means of 1 % KOH and a 30—45 minute period in an ultrasonic cleaner bath (Spence, Tonkinson 1969), and then application of acetone to degrease, and bleaching by means of 5 % of 100 vols. H_2O_2.

This particular method, however, had the drawback that, the skulls of many of the younger animals tended to separate along the suture lines while undergoing the ultrasonic waves. As a result, we returned to a longer but non-disrupting method in which the specimen was immersed in 1 % KOH for approximately 3—5 days before attempting to remove the superficial soft tissue, de-cerebrating, degreasing and bleaching.

Nomenclature: The use of the latinized veterinary nomenclature of Ellenberger and Baum (1926) would have been a natural first choice since it is specifically adapted to four-footed animals. With, however, a tendency to leave many of the Latin names out and replace these, in the anatomy world, with the B.N.A. nomenclature (Jamieson 1916) the nomenclature used is that of the Birmingham Revision (B.R.) of the B.N.A. (The Basle Anatomical Nomenclature) terminology.

Observations

Within a survey of the cranio-facial morphological characteristics of the rice rat lies not only the topology of the skull as a whole, but also each bone its relationship with adjacent bones.

The rice rat skull consists of the same basic bone elements as are found in any rodent and can be tabulated as shown on page 105.

To introduce the general characteristics of rice rat skull morphology, standard views of the adult rice rat skulls have been drawn in detail. Examination of both male and female skulls within the sample aged 1—16 months revealed no significant sex difference apart from that of size, therefore the morphology has been presented in drawings of the adult male (Figs. 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7).

Discussion

The present intention is not to cover all the aspects of the bones and their inter-relationships but rather to introduce the general characteristics of rice rat skull topology

Birmingham Revision of B.N.A.	Ellenberger and Baum	Birmingham Revision of B.N.A.	Ellenberger and Baum
2 nasals	os nasale	2 parietals	os parietale
2 premaxillaries	os incisivum	1 occipital	os occipitale
2 maxillaries	os maxilla	1 interparietal	os interparietale
2 zygomas	os zygomaticum	2 squamosals	os squamosum
2 palatines	os palatinum	2 periotic capsules	os perioticum
1 vomer	os vomer	2 tympanic bullae	os tympanicum
2 lacrimals	os lacrimale	6 auditory ossicles (2-malleus, 2-incus, 2-stapes)	malleus, incus stapes
1 ethmoid	os ethomoidale	4 conchae (turbinates) dorsal concha, ventral concha)	conchae nasalis
2 frontals	os frontale	1 hyoid	os hyoideum
1 basisphenoid	os sphenoidale	2 mandibles	os mandibula
1 presphenoid	os sphenoidale orale		

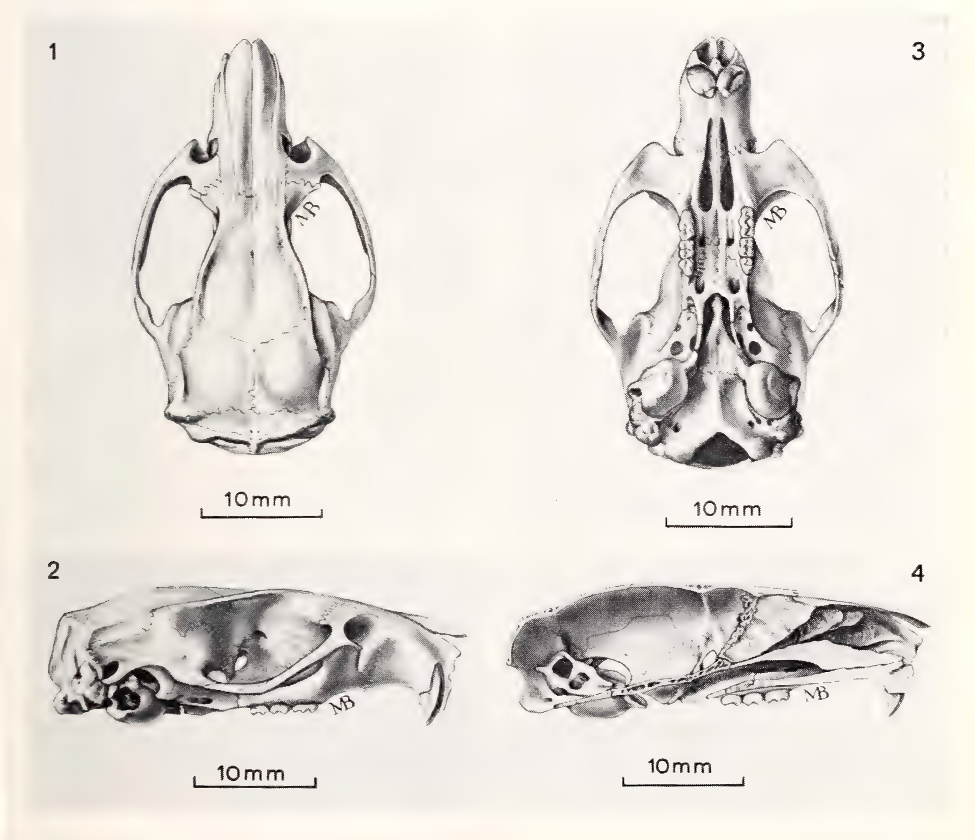


Fig. 1. Skull morphology of adult rat *(Oryzomys palustris natator)* dorsal aspect. — *Fig. 2.* Lateral aspect. — *Fig. 3.* Ventral (basal) aspect. — *Fig. 4.* Lateral aspect of a section taken through the median sagittal plane

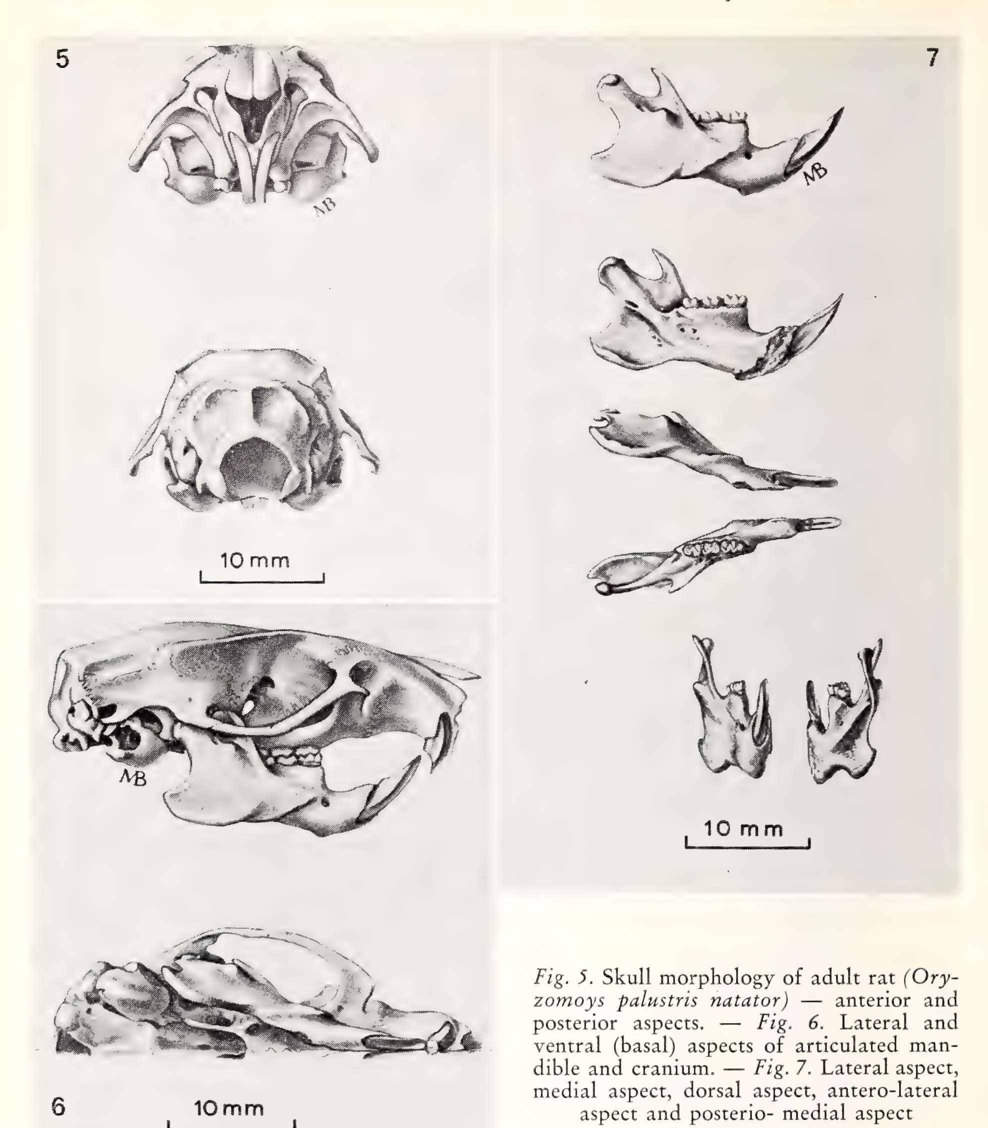


Fig. 5. Skull morphology of adult rat *(Oryzomoys palustris natator)* — anterior and posterior aspects. — *Fig. 6.* Lateral and ventral (basal) aspects of articulated mandible and cranium. — *Fig. 7.* Lateral aspect, medial aspect, dorsal aspect, antero-lateral aspect and posterio- medial aspect

and a number of simple comparisons with the albino laboratory rat *(Rattus norvegicus)*. It is obvious that, except for its basic taxonomy, the rice rat has not been subjected to any extensive study apart from a comparative study of the hyoid apparatus (Sprague 1941) and the much older descriptions of Chapman (1893), Merriam (1901) and Goldman (1918). As far as studies of the rice rat in a laboratory environment extend, apart from behavioral analysis — which does not concern us here — a little descriptive work has been undertaken by Gupta and Shaw (1956) on tooth morphology and eruption, observations on aspects of genetics and development of fused molars (Griffiths, Shaw 1961; Shaw, Griffiths, Osterhultz 1963; Sofaer, Shaw 1971), and on the presence of peridontal disease (Gupta, Shaw 1955, 1956; Gupta, Auskaps, Shaw 1957; Shaw, Griffiths, Auskaps 1961; Shaw 1965 a and b, Shaw 1966; Shaw, Krumins 1966; Shaw, Dick 1966; Dick, Shaw 1966; Dick, Shaw,

Socransky 1968). Some work on the effect of protein-deficient diets on the bones of different genera of rat, including the rice rat, was reported by Pack and Lucas (1971). The rice rats used in this work came from the daughter colony originally established by rats sent from the Dundee colony.

The general characteristics of the rice rat skull are more clearly shown in the drawings than in lengthy descriptions. On examination the skull is found to be fairly large, with flattening occurring over the dorsal region. The superciliary (supraorbital) ridges are definitely everted and projecting resulting in an increase in the breadth of the skull across the orbits posteriorly. In a similar way, the zygomatic complex shows a wide spreading while the anterior palatal foramina are long — reaching back to a line drawn at right angles to the foramina and joining the right and left first maxillary molar teeth. The frontal bones taper into a narrow point posteriorly in the median line between the parietal bones. The interparietal bone is small and its anterior border forms a straight line while a poorly defined median angle occurs posteriorly. The mandible has a broad angle and the coronoid process reaches above the level of the condylar process. It is proposed, at a later date, to publish a more detailed account of the individual bones forming the rice rat skull and of the dentition.

When attempting the description of the morphology of a particular rodent skull about which there is only a limited amount of known data, it is natural to try and attain perspective by using some baseline whereby comparisons can be demonstrated. To allow such comparison to be made, the well-documented albino laboratory rat *(Rattus norvegicus)* proved to be an excellent foil in previous work (Park 1972) and has been used in the present work. When the skulls of these two species are compared several differences are revealed besides the more obvious one of size. The following list can only be regarded as a tentative one and used as a rough guide until further information on the variations are established.

1. The antero-posterior alignment of the maxillary and mandibular tooth rows is almost parallel in the rice rat whereas in the albino laboratory rat, greater curvature and a slight divergence posteriorly is shown.
2. The angulation of the mandibular molar teeth towards the median sagittal plane is more pronounced in the albino laboratory rat.
3. The anterior palatine foramina of the rice rat are much longer than those of the albino laboratory rat.
4. From both dorsal and ventral aspects, the squamosal bones of the rice rat as they curve laterally and anteriorly to meet the zygomatics, have small but definite notches medial to the zygomatic process.
5. The frontal bones of the rice rat taper into a narrow point posteriorly, in the median line between the parietal bones — along the coronal suture line. This particular suture junction is relatively straight in the albino laboratory rat.
6. The interparietal bone is very narrow in the rice rat, compared with the albino laboratory rat, and forms a relatively straight line along its anterior border. In the albino laboratory rat, the anterior border ends in a small notch or wedge.
7. In the mandible, the coronoid process is more vertically orientated in the rice rat and also more pointed. As a result of this the mandibular notch is deeper and wider than in the albino laboratory rat.
8. The angular process of the mandible of the rice rat is shorter and rounder, and does not extend so far posteriorly beyond the condylar process as it does in the albino laboratory rat.

Summary

General morphological characteristics of the skull of the recently introduced rice rat have been described following some 15 generations under laboratory conditions. Approximately

100 rats aged from 1—16 months were examined and a series of drawings made representing the more prominent skull characteristics, based on the male sample. For purposes of perspective, the skull of the albino laboratory rat *(Rattus norvegicus)* was used.

Zusammenfassung

Biologie der Reisratte (Oryzomys palustris natator) im Labor
II. Allgemeine Schädelmorphologie

Es wurden allgemeine Schädelmerkmale von Reisratten beschrieben, die sich seit 15 Generationen unter Laborbedingungen befinden. Ungefähr 100 Ratten im Alter von 1—16 Monaten wurden untersucht; durch eine Serie von Zeichnungen wurden für die Männchen die auffallenden Schädelmerkmale herausgearbeitet. Als Grundlage der Beschreibung wurde der Schädel der Laborratte benutzt.

Literature

Chapman, F. M. (1893): Description of a new subspecies of *Oryzomys* from the Gulf States. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. V, 43—46.

Dick, D. S.; Shaw, J. H. (1966): The infections and transmissible nature of the periodontal syndrome of the rice rat. Arch. oral Biol. II, 1095—1108.

Dick, D. S.; Shaw, J. H.; Socransky, S. S. (1968): Further studies on the microbial agent or agents responsible for the periodontal syndrome in the rice rat. Arch. oral Biol. **13**, 215—228.

Ellenberger, W.; Baum, H. (1926): Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere, 16th ed. Berlin: Julius Springer.

Ellerman, J. R. (1941): The Families and Genera of Living Rodents, Vol. 1. British Museum (Nat. Hist.).

Goldmann, E. A. (1918): The Rice of North America. North American Fauna No. **43.** Washington Govt. Printing Office.

Griffiths, D.; Shaw, J. H. (1961): Fused molars and supernumerary molars in the rice rat. J. dent. Res. **40,** 731—732.

Gupta, O. P.; Shaw, J. H. (1955): Periodontal disease in the rice rat II. Methods for evaluation of the extent of periodontal disease. O. Surg. O. Med. and O. Path. **9,** 727—735.

— (1956): Periodontal disease in the rice rat. I. Anatomic and histopathologic findings. O. Surg. O. Med. and O. Path. **9,** 592—603.

Gupta, O. P.; Auskaps, A. M.; Shaw, J. H. (1957): Periodontal diseases in the rice rat. IV. The effects of antibiotics on the incidence of periodontal lesions. O. Surg. O. Med. and O. Path **10,** 1169—1175.

Hershkovitz, P. (1944): A systematic review of the neotropical water rats of the genus *Nectomys* (Cricetinae). Univ. Mich. Museum Zool. Misc. Publ. No. **58,** 1—88.

— (1955): South American marsh rats, genus *Holochilus,* with a summary of the sigmodont rodents. Fieldiana Zool. **37,** 639—673.

— (1960): Mammals of Northern Colombia, preliminary report Nr. 8, Aboreal rice rats, a systematic revision of the subgenus *Oecomys,* genus *Oryzomys.* Proc. U. S. Nat. Museum **110,** 513—568.

— (1962): Evolution of neotropical cricetine rodents (Muridae) with special reference to the phyllotine group. Fieldiana Zool. **46.**

— (1966): South American swamp and fossorial rats of the Scapteromyine group (Cricetinae, Muridae) with comments on the glans penis in muroid taxonomy. Z. Säugetierkunde **31,** 81—149.

Jamieson, E. B. (1916): The Basle Anatomical Nomenclature, B. N. A. London and Edinburgh: W. Green and Son Ltd.

Merriam, C. H. (1901): Synopsis of the Rice Rat (Genus *Oryzomys)* of the United States and Mexico. Proc. Washington Acad. Sci. **3,** 273—295.

Pack, A. R. C.; Lucas, R. B. (1971): The effect of protein deficient diets on the growth of the skull and long bones of different genera of rat. Int. Assoc. Dent. Res. (British Div.) abstract.

Park, A. W. (1972): Cranio-facial growth in post-natal development of a feral strain of rice rat *(Oryzomys palustris natator).* D. D. Sc. Thesis Univ. Dundee.

Park, A. W.; Nowosielski-Slepowrin, B. J. A. (1972): Biology of the rice rat *(Oryzomys palustris natator)* in a laboratory environment. Z. Säugetierkunde **37,** 42—51.

Rinker, G. C. (1954): The comparative myology of the mammalian genera *Sigmodon, Oryzomys, Neotoma* and *Peromyscus* (Cricetinae), with remarks on their intergeneric relationships. Univ. Michigan. Museum Zool. Miscel. Pub. No. 83, 124 pp.

Shaw, J. H. (1965): Further studies on the sensitivity of the periodontal syndrome in the rice rat to dietary antibiotics. J. dent. Res. **44**, 431—438.
— (1965): Further studies on the use of nutritionally adequate diets for the production of the periodontal syndrome. J. dent. Res. **44**, 1278—1248.
— (1966): Influence of age on the periodontal syndrome in the rice rat. Arch. oral Biol. **11**, 1195—1197.
Shaw, J. H.; Griffiths, D.; Auskaps, A. M. (1961): The influence of antibiotics on the periodontal syndrome of the rice rat. J. dent. Res. **40**, 511—519.
Shaw, J. H.; Griffiths, D.; Osterhultz, M. (1963): Relationship between body weight and occurrence of the fused molar and supernumerary molar traits in the rice rat. Arch. oral. Biol. **8**, 777—778.
Shaw, J. H.; Krumins, I. (1966): Mastication, submandibular gland enlargement and the periodontal syndrome in the rice rat. Arch. Biol. **11**, 279—291.
Shaw, J. H.; Dick, D. S. (1966): Influence of route of administration of penicillin on periodontal syndrome in the rice rat. Arch. oral Biol. **11**, 369—371.
Sofaer, J. A.; Shaw, J. H. (1971): The genetics and development of fused and supernumerary molars in the rice rat. J. Embryol. exp. Morph. **26**, 99—109.
Spence, T. F.; Tonkinson, T. (1969): Application of ultrasonic cleaning in osteological studies. J. Sci. Technol. **15**, 47—50.
Sprague, J. M. (1941): A study of the hyoid apparatus of the Cricetinae. J. Mammal. **22**, 286—310.

Authors' addresses: A. Wallace Park, Department of Dental Surgery, Dental School, Mary Benstead, Department of Medical Art, and Dr. B. J. A. Nowosielski-Slepowron, Department of Biological Sciences, University of Dundee, Dundee, Scotland

On functional fusions in footbones of Ungulates

By J. J. M. Leinders and P. Y. Sondaar

Receipt of Ms. 28. 5. 1973

Introduction

During evolution, especially in the Orders Artiodactyla and Perissodactyla we find a reduction of number of footbones, elongation of the metapodials and phalanges and sometime fusions of bones.

Those changes can be explained functionally: to provide the animal with a locomotion which is more efficient in running. Usually the tibia and fibula, radius and ulna fuse tightly together, which restricts the lateral movement and the motion is confined to the sagittal plane. In the ruminantia we find also the metapodials of the third and the fourth digit joined into one cannon bone. Some of the carpals and tarsals fuse also like navicular and cuboid, trapezoid and magnum, giving the carpal and tarsal joints more strength to lateral movements.

The fusions cannot be followed step by step due to fact that the fossil record is not complete. Probably the changes, or in other words the selection of the genetically fixed favourable fusions, take place in a rather short period.

The purpose of this paper is to describe some less common fusions in Perissodactyla and Artiodactyla and further to attempt to give a functional analysis, and the evolutionary meaning of those fusions.

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 109—115
© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Material studied

Parahippus blackbergi stored in University of Florida, and the Museum of Comparative Zoology, Harvard.

Phanourios minor and *Cervus cretensis* stored in the Geological Institute, Utrecht.

Myotragus balearicus stored in the British Museum of Natural History and Deya Archeological Museum.

Cervids from Gargano, stored in the Rijksmuseum voor Geologie, Leiden. Recent comparative material from several museums.

Magnum with trazoid in equids

In three of the fifteen available magnums of *Parahippus blackbergi* from the miocene of Thomas farm (Florida), the trapezoid is completely fused with the magnum (plate I, fig. A), while in the others the bone structure where the two bones are in contact, suggests that there was no movement between the bones. This was learned from the posterior part of the trapezoid and magnum. On the magnum we find at the medial posterior side a tuberosity which must have been in contact with a similar tuberosity on the trapezoid. This contact was not a facet as found in *Equus* (Sondaar 1968) but a rough area.

If we try to analyse the functional meaning of this fusion in *Parahippus*, it is necessary to consider the bones separately. The scaphoid transfers the weight from the body to the magnum and trapezoid and those bones shift the weight to the third and second metacarpal respectively.

During the evolution of the horse we see a relative reduction of the second digit after a major change between the Anchitheriinae and Hipporioninae (Sondaar 1969).

The genus *Parahippus* was the first representative in the family of the Equidae in which this change occurred, namely the lateral flexibility of the foot became restricted; further a clear lengthening of the central phalanges lifted the foot from the ground and led to loss of its pad.

The function of the lateral metapodials became reduced. When we follow the changes from *Parahippus* towards *Equus* we see, by changes in shape, size and position of the articulation facets of carpal bones, that more and more weight will be shifted towards the central metacarpal.

This is evident when we follow the changes in the trapzoid. In *Equus* for example this bone has a clear facet, on the posterior side, articulating with the third metacarpal so more of the weight is borne by this metacarpal.

The contact between the trapezoid and magnum is always by clear articulation facets. The described fusion in *Parahippus blackbergi* is clearly an exception in the phylogeny of the horse. This fusion can be explained in two different ways; pathological or functional. Though the fusion is complete, in only three of the fifteen magnums. We can exclude the pathological explanation as all other specimens show that there was no movement between magnum and trapezoid and the whole population cannot have been pathological. A good functional explanation exists: by fusion of the trapezoid and magnum more of the weight is borne by the third metacarpal at an evolutionary stage in which the function of the second metacarpal was reduced. We may mention a relevant parallelism with the Ruminantia in which the trapezoid and magnum are also fused (Yalden 1971) but here this fusion is total. Concluding we may say that the fusion of trapezoid and magnum had a functional meaning to transfer more weight to the central metacarpal and in this *Parahippus blackbergi* was more advanced than the recent *Equus*. The question why this configuration which proved to be so successful in Ruminantia failed in the Equidae must stay open. Of course

we can speculate that the *Parahippus* of Florida was local evolved and isolated branch of the equids which failed to invade central North America by a less adapted chewing mechanism.

Navico — cuboid with the cuneiformes and the metatarsals in ruminants

Common characters of the fossil ruminants from the mediterranean islands are a secondary shortening of the lower part of the leg, a short skull, hypsodont teeth and further fusion of the tarsal bones. We observed these characters in:

a. *Myotragus balearicus,* a bowid from the pleistocene of Mallorca.
b. *Cervus cretensis,* a deer from the pleistocene of Crete.
c. *Cervus elaphus* var. *barbarus,* a deer from the pleistocene of Malta.
d. A still undescribed deer from the miocene of the Gargano region in Italy (Freudenthal 1971).

It is remarkable that these skeletal characteristics occur in different families of the artiodactyla, on different islands and in deposits with a different geological age.

Normally in ruminants the following tarsal bones are fused:

a. Metatarsus III and IV (cannon bone)
b. Navicular and cuboid (navico-cuboid)
c. Cuneiforms II and III (great cuneiform)

A 1 2 2 cm

B 1 2 3 5 cm

C 1 2 3 6 cm

Plate I. A = *Parahippus blackbergi,* University of Florida, coll. no. 4096, magnum fused with trapezoid sin. 1 = proximal view; 2 = distal view. — B = *Myotragus balearicus,* British Museum coll. no. 1106, navico-cuboid-cuneiforme complex fused with the cannon bone dorsal views. 1 = juvinile individual; 2 = young individual; 3 = adult individual. — C = *Cervus cretensis,* coll. Geol. Inst. Utrecht, navico-cuboid-cuneiforme complex fused with the cannon bone dext. 1 = dorsal view; 2 = lateral view; 3 = volar view.

The further fusions of the tarsal bones from the ruminants of the endemic islands faunas are:

d. Cuneiforms with the navico-cuboid (plate II, fig. 3)
e. Frequently this navico-cuboid-cuneiforme complex is fused with the cannon bone (plate I, fig. B and C)[1]

In order to understand the functional significance of these further fusions it is necessary to investigate the function of these tarsal bones in recent ruminants.

Plate II, fig. 2A shows that two tendons are attached to the cuneiform I (small cuneiform): in the recent *Antilope cervicapra.*

On the lateral side a strong tendon leading to the musculus peroneus longus and on the medial side a smaller tendon leading to musculus tibialis. The tendon of musculus peroneus longus passes, in the direction of the lateral side of the navico-cuboid, through a groove which devides the facet on the navico-cuboid for the cannon bone in two parts (plate II, fig. 2 A, facets d and e) and continues on the lateral side of the navico-cuboid.

Handling fresh dead material it appears that contraction of the musculus peroneus longus results in a slight rotation of the cannon bone caused by the movement of the cuneiform I, in such a way that the plantar face of the foot turns to the lateral side and as a second function the muscle contributes to the extension of the tarsal joint.

This rotation of the cannon bone seems to be related to the ability of ruminants to zigzag at full speed in order to escape predators. The contrasting construction of the tarsal joint of the giraffe, in connection with its inability to zigzag, seems to confirm this explanation. In the giraffe the cuneiform I is fused with the cuneiform II/III (plate II, fig. I A and I B) and the groove for the tendon of musculus peroneus longus on the navico-cuboid has disappeared and the facets for the cannon bone become united (plate II, fig. IB facets d and e).

A typical aspect of island faunas is the absence of predators and as a consequence of this, speed and zigzag mechanism have loste their functional significance for the ruminants living on those islands.

As a result of the fusion of tarsal bones the tarsal joint becomes more solid. This, with the shortening of the metatarsals and the phalanges, gives a foot construction which is advantageous for a low speed locomotion in a varied environment and what could be called a low gear locomotion.

Navicular with one or more cuneiforms in hippos

From 25 naviculars of *Phanourias minor,* seven are fused with the cuneiform III, one with cuneiform II and III, one with cuneiform I, two with all cuneiforms (I, II and III).

Phanourias minor is endemic to the pleistocene of Cyprus and most probably descended from *Hippopotamus amphibius.* In the fossil and recent Hippopotamidae such fusions are otherwise unknown. Boekschoten and Sondaar (1972) note in *Phanourias minor* that the movement in lateral sense of the legs are restricted, but more extended in anterior-prosterior sense than in *Hippopotamus amphibius.* This is learned from the tarsal joint where the movement between cuboid and navicular is more restricted while more movement between these two bones and the astragalus is possible in anterior-posterior direction. In this the hippo from Cyprus resembles *Hippopotamus creutzburgi* from Crete. This change in movement of the joints can be explained by an adaption to an island life where natural meadows along big rivers were absent and so a locomotionary system adapted to walking, to reach the more rugged grazing sides was a necessity, Boekschoten and Sondaar (1966).

[1] The first author has the intention to give quantitative datas in a further publication.

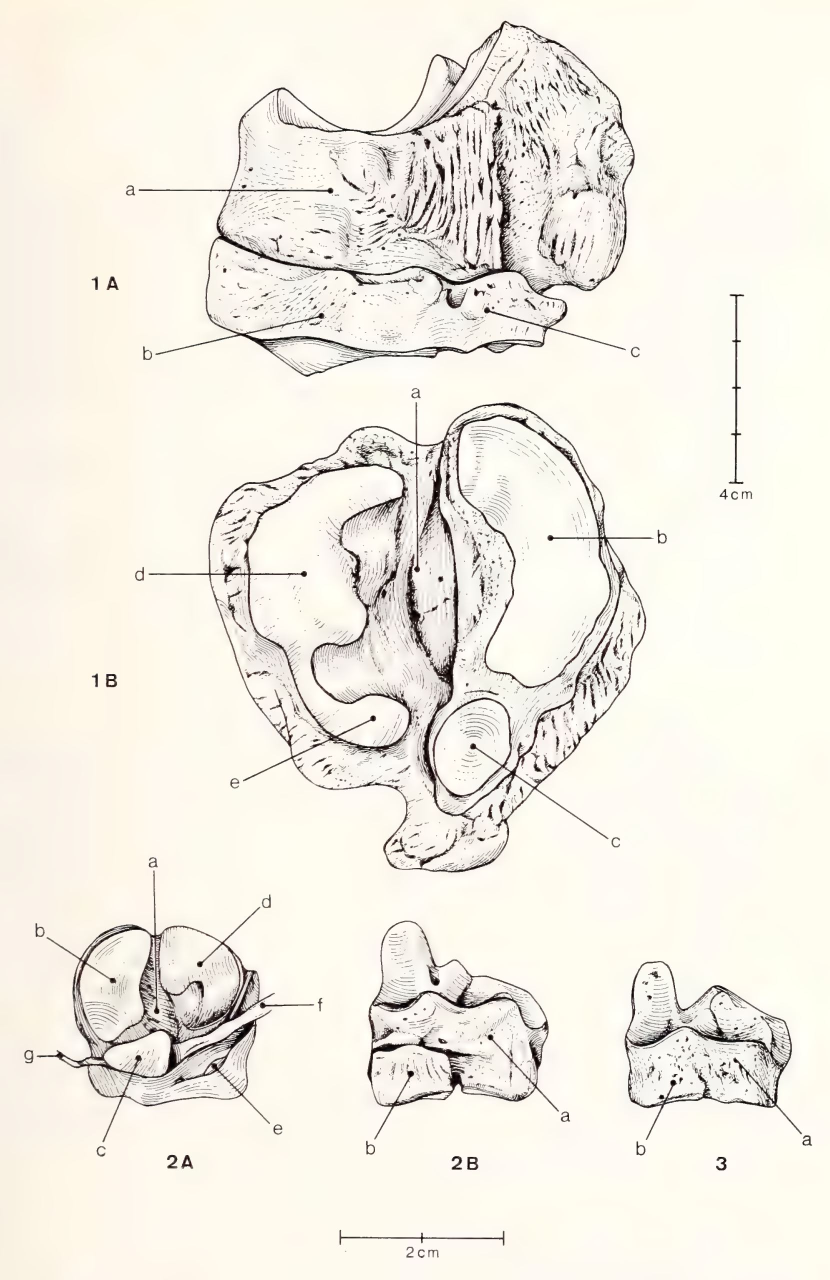


Plate II. — *Fig. 1. Giraffa camelopardalis* dext. Coll. Zool. Museum, Amsterdam (No. 964). A = medial view; B = distal view. — *Fig. 2. Antilope cervicapra* sin. Coll. Geol. Inst. Utrecht. A = distal view; B = dorsal view. — *Fig. 3. Cervus cretensis* sin. Coll. Geol. Inst. Utrecht, dorsal view. a = navico-cuboid; b = cuneiforme II/II; c = cuneiforme I; d = anterior facet for the cannon bone; e = posterior facet for the cannon bone; f = tendon leading to musculus peroneus longus; g = tendon leading to musculus tibialis.

The explanation or consequence of the fusion in the tarsus can be sought in a stiffening of the joint, this will restrict the lateral movement and goes together with more flexibility in anterior-posterior direction.

Conclusions

Concluding we may say that besides the general known fusions of bones, others occur which must have had also a functional meaning. One of the described fusions is that of the navico-cuboid and the metatarsals in the island ruminants.

We see that such specialized runners evolve their foot structure (fusions and shortening of the metapodials and phalanges) if circumstances change (islands and lack of predators) and that this new structure will be similarly developed independently from geography and time. It is found sofar in the bovids of the pleistocene of Mallorca and in the cervids of the miocene of Gargano and in the pleistocene of Crete and Malta.

The fusion of the magnum and trapezoid in *Parahippus blackbergi* is another case. This fusion occurs in an evolutionary stage in the horse phylogeny in which the function of the lateral digits become reduced and the locomotion apparatus changed essentially. The fusion of these two bones seems a good solution in shifting the weight from the second to the third metapodial. However, this solution was not continued in later horses. Perhaps in other characters this horse was less successful. On the other hand in ruminantia the similar fusion of magnum and trapezoid has become a stable character of the whole group.

Acknowledgements

The authors are indebted to Drs. Th. Belterman and A. v. d. Stelt, Zoologisch Laboratorium, Amsterdam for guidance in study of fresh material of artiodactyls; to Drs. J. P. Lehman, E. Heintz and S. Poplin (Museum National d'Historie Naturelle); A. Sutcliffe (British Museum Natural History), Cl. Ray (formerly University of Florida), A. S. Romer (Museum of Comparative Zoology, Harvard), W. Waldren (Deya Archeological Museum), M. Freudenthal (Rijksmuseum Geologie, Leiden), P. J. H. van Bree (Zoologisch Museum, Amsterdam) for the permission to study and discussion on material stored in these institutions.

We wish to express our gratitude to Dr. D. Webb, University of Florida for reading the manuscript critically and valuable comment; further to J. Luteyn who made the plates.

Summary

Some uncommon fusions in tarsals and carpals in Perissodactyla and Artiodactyla are described and the functional meaning of those fusions is discussed. In the described fusions two kinds of origins are distinguished. One kind evolves in ruminants under certain ecological conditions (those are not bound to geography nor to time) and the other occurs in a certain evolutionary stage of a group which is time-geographically-bound.

Zusammenfassung

Funktionelle Verwachsungen von Fußknochen bei Ungulaten

Einige ungewöhnliche Verwachsungen von Tarsal- und Carpalknochen bei Perissodactyla und Artiodactyla werden beschrieben, und die funktionelle Deutung dieser Verwachsungen wird diskutiert.

Die beschriebenen Verwachsungen kann man sich wie folgt entstanden denken: Eine Art entsteht bei den Ruminantia unter bestimmten ökologischen Bedingungen, die nicht geographisch oder zeitlich gebunden sind. Die andere Art kommt in einer Phase der Evolution einer Gruppe vor, die sowohl geographisch als auch zeitlich gebunden ist.

References

Barone, R. (1968): Anatomie comparée des mammifères domestiques. 2 tomes. Laboratoire d'Anatomie Ecole nationale veterinaire, Lyon.

Boekschoten, G. J.; P. Y. Sondaar (1966): The pleistocene of the Katharo basin (Crete) and its *Hippopotamus*. Bijdr. Dierk. 36, 17—44.

Boekschoten, G. J.; P. Y. Sondaar (1972): On the fossil mammalia of Cyprus. Proc. Kon. Akad. Wetensch. (ser. B) **75**, 306—338.

Freudenthal, M. (1971): Neogene vertebrates from the Gargano peninsula, Italy. Scripta Geologica **3**, 1—10.

Sondaar, P. Y. (1968): The osteology of the manus of fossil and recent Equidae with special reference to phylogeny and function. Verh. Kon. Ned. Akad. Wetensch. (afd. Nat., eerste reeks) **25**, 1—76.

Sondaar, P. Y. (1969): Some remarks on horse evolution and classification. Z. Säugetierk. **34**, 307—311.

Yalden, D. W. (1971): The functional morphology of the carpus in ungulate mammals. Acta anat. **78**, 461—487.

Author's address: J. J. M. Leinders and P. Y. Sondaar, Geologisch Instituut, Oude Gracht 320, Utrecht, the Netherlands.

Courtship behaviour of the wild goat

By George B. Schaller and Andrew Laurie

Receipt of Ms. 15. 4. 1973

Introduction

The wild goat, known scientifically either as *Capra hircus* or *C. aegagrus* (see Ellerman, Morrison-Scott 1951; Harrison 1968) is found on several Greek inslands, in parts of Turkey, Iraq, Iran and Afghanistan, in the Caucasus and Turkmenia areas of Russia, and in the Baluchistan and Sind provinces of Pakistan. Because the wild goat of Pakistan supposedly lacks prominent knobs on the horns, and is said to be smaller in size, and have a paler coat than the animals farther west, it has been given the subspecific name *blythi* (Lydekker 1900). However, as Stockley (1928) and Roberts (1967) have pointed out, the two subspecies *(aegagrus* and *blythi)* of wild goat are so similar in appearance that taxonomic distinctions may be unjustified. Published observations on the behavior of the wild goat consist of natural history notes (Danford 1875; Wahby 1931; Roberts 1967) and hunting accounts (Stockley 1928; Maydon 1937). To add to the meager knowledge of this species, we studied one population in the Karchat Hills, western Sind, Pakistan, from September 6 to October 3, 1972.

The Kirthar Range borders the Indus plain along its southwestern margin. Near the southern tip of this range, at 25° 50' N, 67° 40' E, are the Karchat Hills, an isolated massif some 20 km in length and 6 km in width. The hills consist of a central convex plateau, 1030 m above sea level at the highest point, whose edges drop 300 m or

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 115—127
© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

more to the plains, either as steep slopes or abruptly as rugged scarps. A maze of deeply eroded ravines dissects the massif, and in several places a section of the plateau has slumped to form a wide valley with an extremely uneven floor of limestone blocks and rock detritus. Since the area lies in a desert zone, with an average annual rainfall of less than 25 cm, vegetation is sparse. *Acacia senegal,* the dominant tree, grows thinly on the slopes, as do such spiny shrubs as *Zizyphus* and *Capparis.* Most of the ground is bare, no more than about 5 % of it being covered with *Cenchrus, Dichanthium, Cymbopogon* and other bunch grasses which grow wherever there is a little soil among the rocks. In general, the hills look somber and desolate, especially when the sun sears the slopes (the average daily maximum temperature during our visit was 39.5° C with a range of 36 to 43° C), and winds whip dust across the barren expanses.

We confined our observations largely to the southeastern quarter of the hills. Roughly 150 wild goats frequented that sector, about a third of the estimated total population in the area. Although the Karchat Hills are part of a wildlife sanctuary, some illegal shooting occurs with the result that the wild goats remain shy, often fleeing a long way as soon as they note a person on foot. Consequently we observed animals from a distance of several hundred meters with 20-power scopes, either by scanning the slopes from the plains or by hiding on top of a cliff. The latter method enabled us to watch herds as they left the cliffs at dawn to forage on the plateau until they moved from sight into ravines, usually between 0900 and 1000 hours, to spend the beat of day in the shade of trees and shallow caves. We observed wild goats for a total of 77 hours.

Description of animals

Detailed descriptions of the wild goat can be found in Lydekker (1900), Roberts (1967) and other sources. We limit ourselves to mentioning mainly those characters which we used to distinguish the sexes and age classes.

Females and young: Adult females are light brown in color except for a white abdomen, white insides of the legs, grayish face, black tail, dark chest patch, and a stripe of gray above and below each carpal joint. Their slender, curved horns are 20 to 30 cm long. Wahby (1931) found that one female weighed 30 kg. Yearling females are somewhat smaller than adults both in size and horn length. The young, which were an estimated 6 to 7 months old at the time of our study, still followed their mothers closely. Although similar in color to females, they are much smaller and their horns are mere spikes some 12 cm in length.

Males: Yearling males, 1½ years old in September, look much like adult females, except that they are smaller and their horns are more massive and longer, some 30 to 40 cm in length. Class I males, 2½ years old, are larger than yearlings and their laterally compressed horns tend to be 40 to 50 cm long, sweeping conspicuously up and back in the typical scimitar shape of adults. Males of this class have a wispy beard, in contrast to yearling males and females which lack one. Class II males, aged 3½ years, are about as large as adult females. They have a prominent beard and a black flank stripe separating the buff side from the white abdomen. Horn length is roughly 50 to 60 cm, although much individual variation may exist among animals of an age group. Class III males, considered at 4½ years of age to be young adults, are larger than females. Some animals have a faint vertical slash of black on the shoulder. The horns may be 75 cm long and have a conspicuous knob or two along the anterior keel. Most class IV males were estimated to be 5½ and a few 6½ years old. The animals are twice as large as females and the color of their

pelage during the rut differs markedly from that of young males. The brown has been replaced by grayish white along neck and back. The face is dark, as is the ventral part of the neck. A broad dark collar encircles the shoulders. The front of the forelegs is black, except for the white knees, and a prominent flank stripe merges into a dark line along the anterior edge of the hindlegs. A short crest of dark hair runs down the spine. The horns are over 75 cm long. Class V males are fully adult, at least 6½ years old. One seven-year-old male weighed 90 kg (WAHBY, 1931). The brown portions of the pelage have now turned wholly gray, a striking silvery gray which makes the animal visible at a great distance. The horns may be up to 133 cm long (LYDEKKER 1900).

Population structure and herd dynamics

We classified 828 wild goats according to age class and sex, some several times in the course of the study. Only when it was possible to classify every member of a herd were the data used in our calculations. The composition of the population was as follows: class V male — 8.2 %, class IV male — 11.1 %, class III male — 5.7 %, class II male — 4.5 %, class I male – 6.0 %, yearling male – 8.2 %, adult female — 31.1 %, yearling female — 11.3 %, and young — 13.9 %. Males of classes I to V appear to outnumber adult females by a ratio of 1.1 to 1, but our sample may be slightly biased in favor of males because the inconspicuously colored females are readily overlooked when a herd is scattered. There are fewer yearling males than yearling females by a ratio of .7 to 1, a difference from the expected 1:1 ratio for which we have no explanation. Although yearling females took part in the rut, a visit to the Karchat Hills in March, 1973, showed that most were neither pregnant nor had young at heel. Thus, females usually give birth first at the age of 3 years in this particular population under prevailing conditions. Single young and twins are the rule but triplets also have been reported (WAHBY 1931). Reproduction and survival of young were good in 1971, as the figure of 62 yearlings to 100 adult females indicates, but in 1972 they were poor, there being only 44 young to 100 adult females.

Adult males may separate from the females for part of the year, roaming alone or in male herds (DANFORD 1875). ROBERTS (1967) mentioned male herds with 8 or 9 members, and one of us saw a herd of about 60 males in northeastern Iran in the month of June. According to the villagers near the Karchat Hills, the males joined the females around mid-August. By the time we arrived, most male herds had broken up. Only two male herds with 5 members and 6 herds with 2 members were observed during the study. In addition, a few solitary class IV and V males wandered through the hills, often standing motionless on some pinnacle as if looking for a herd. One such male, recognizable by a broken horn, was seen alone on September 7 and with herds on several occassions from September 14 onward. After the termination of the rut, probably in late October, the males did not separate immediately from the females, for large herds containing adults of both sexes were seen in March, 1973.

The number of animals in 66 herds was counted. Twenty four herds contained 2 to 10 individuals, 13 contained 11 to 20 individuals, 10 contained 21 to 30 individuals, and 14 contained 31 to 40 individuals. Twelve herds with more than 40 members were also seen, but we were able to count only 5 of these precisely, containing 42, 68, 69, 75, and 99 animals, respectively. Average herd size was around 22. DANFORD (1875) and STOCKLEY (1928) also found that herds may comprise as many as a hundred animals.

The basic social unit consists of a female with her young and sometimes a yearling as well. Many small herds, those with fewer than 20 individuals, contained only females and subadults. Forty two percent of the small herds had no large males (classes IV and V) in them. Class V males in particular were absent from small herds, 63 % of such herds being without one. On the other hand, only one herd with more than 20 individuals lacked a class IV male and one had no class V male. The average number of class IV males in large herds was 3.1 (range 1 to 6) and class V males 2.3 (range 1 to 7). Table 1 shows several representative herd compositions.

Table 1

Compositions of representative wild goat herds

Males						Females			Total
V	IV	III	II	I	Yearl.	Adult	Yearl.	Young	
		1			1	4	2	2	10
1	2	1		1	2	6	1	4	18
2	3	2	1	5	4	8	1	2	28
5	6	2	1	2	3	7	2	3	31
2	5	3		2	2	13	5	5	37

A herd is not a cohesive social unit, for groups of animals may split from or join it repeatedly in the course of a day. During the morning, while feeding on the plateau, herd members may remain together for several hours, but at other times, particularly when foraging on cliffs, herds tend to break into small units.

Courtship behaviour

Rutting males exhibit several distinctive behaviour patterns. We quantified a number of these, recording them whenever they were observed. Occasionally several males displayed at the same time and it was then not always possible for us to note every action. In such a situation, the behaviour of only selected animals was recorded. Males typically repeated a display or presented a medley of displays to females, behaviour termed o display sequence in this report to distinguish it from individual patterns.

Description of displays: The behaviour patterns of rutting males can be divided into several categories: 1. those which mainly involve spreading odor, 2. those which emphasize physical attributes, 3. those which are used to test the estrous state of the female, and 4. those which are displayed when actively courting.

1. The tail of a male normally hangs down, but during the rut it may be straight up or folded over against the rump, positions which presumably help to dissipate odor from the tail glands. Tail positions change constantly with the activities of a male. One animal, for example, foraged with his tail hanging limply. When a female came near him, he raised his tail horizontally, and then, when he approached her, vertically. Finally he displayed to her with his tail bent over the rump. Tail positions of a sample of males were noted at the same time as we classified the animals, and, as Table 2 indicates, many males had their tails raised.

On 4 occasions a male lowered his rump and with unsheathed penis urinated against the back of his forelegs. A more common gesture, observed 61 times, was for a male to draw in his rump and turn his muzzle toward his bared penis. Some-

Table 2

Tail positions of males

	Age Class					
	V	IV	III	II	I	Yearl.
Sample size	76	101	55	36	33	22
Tail above horizontal	83 %	68 %	44 %	22 %	12 %	23 %
Tail horizontal	9 %	15 %	20 %	3 %	9 %	18 %
Tail below horizontal	8 %	17 %	36 %	75 %	79 %	59 %

times he nuzzled the penis, and at other times he inserted it once or twice into his mouth. On a few occasions he doused his face with squirts of urine. An Alpine ibex *(Capra ibex)* may ejaculate after nuzzling his penis (Aeschbacher, in press), but the wild goat was not observed to do this. A male may interrupt a courtship to nuzzle his penis or he may show such behaviour in no particular context.

2. Males may use various lateral displays while following or remaining near a female. In one, the head-up, the male stands behind, beside, or occasionally on a ledge above the female, holding himself erect with his muzzle raised above the horizontal. In another display, the head-down, the male follows the female with his head lowered, muzzle pointing at the ground or tucked close to the neck, and with his back conspicuously humped. His steps are slow and stiff, and the long hairs along the back of his neck and shoulders bristle. The tail is raised as in the head-up. We saw the head-down only 6 times, given by class IV and V males. However, males sometimes trailed females with their neck more forward than usual and their chin pulled in, a posture which may represent a head-down of low intensitiy. A third display seems to contain components of both the head-up and head-down: the male stands by the female stiffly erect but with his chin tucked in. Males present these lateral displays not only during courtship but also during dominance interactions with others of their sex. One male may at such times display broadside to another or both may display mutually. The displays appear to be a means of showing off, of trying to impress another animal, whether it be male or female.

3. After approaching a female either in a normal posture or in a lowstretch (see below), a male frequently sniffs or nuzzles her perineal area. More often than not the female responds to the gesture by moving away. On 4 occasions she jerked her horns at the male or poked him in the body. At other times, however, she squats and urinates after being sniffed. Occasionally the male holds his muzzle into the stream of urine, but usually he waits until she finishes before he sniffs the ground. Then he raises his muzzle high with his lip curled up *(flehmen),* sometimes standing motionless in that position for at least 10 seconds before following the female or ignoring her while testing perhaps another female nearby. When a male sees a female urinate, he may come from 30 m or more away to check the site. Lip-curling is also observed after a male has investigated some spot where presumably an animal has urinated earlier, and after he has nuzzled his penis. The incidence of urinating in response to being sniffed increased among females as the rut progressed, rising from 18 % during the first half of the study to 38 % during the second half.

Shank (1972) speculated that much of the courtship in male domestic goats *(Capra hircus)* is actually "urine-soliciting behaviour". This hypotheses can be checked by noting what behaviour of males elicits urinating in females. Wild goat females were observed to urinate 65 times during interactions with males, 34 % of the time when the male merely approached or followed, 43 % after being sniffed, and 23 % after

the male had performed a lowstretch, twist, or kick, sometimes in combination with a sniff. These figures show that female wild goats tended to urinate not in response to vigorous courtship displays but to rather casual gestures such as an approach or sniff. It seems unlikely that male wild goats would have evolved elaborate displays to stimulate a female to urinate, when, in fact, better results are achieved by simple gestures.

4. A male may display in several ways to a female which is in estrus or close to it. Holding his neck low and horizontally and straining his muzzle forward, the male approaches the female in a lowstretch *(Streckhaltung)*. His body is sometimes lowered into a slight crouch as he walks or trots toward the female, usually from behind. Another display, the twist *(Kopfdrehen)*, consists of rotating the head rapidly some 45° to 90° so that the horns are turned away from the female. A male may twist to a female from the front or side, but usually he is behind her, his shoulder almost level with her thigh. Sometimes he shoves her with his chest as he twists. A courting male also kicks *(Laufschlag)*, raising a foreleg stiffly some 5 to 25 cm off the ground, seldom, however, touching the female in the process. On a few occasions, the upward leg movement of the kick was extended into a mounting attempt, suggesting, as Shank (1972) pointed out, a close relationship between the two gestures. Sometime a male merely jerks a foreleg without lifting it, apparently an intention movement to kick which we did not quantify. The twist is the most common of the three displays, followed by the kick and lowstretch (Table 3). These displays are often accompanied by a flicking of the tongue and a wickering or grunting sound. We were unable to quantify these gestures because the animals were usually too far away.

Display frequencies changed during the rut. The lowstretch was the main display early in September, but it had become rare by the end of the month (Table 3). We cannot explain this change except to suggest that as the rut becomes more intense the gentle lowstretch is discarded in favor of more assertive displays. The number of twists and kicks per hour of observation show statistically significant increases from week to week ($X^2 = 47.9$, d.f. = 3, $p < 0.001$), as do number of sequences per hour of observation ($X^2 = 8.0$, d.f. = 3, $p < 0.05$). When statistically comparing the distribution of the three displays within single weeks, it was found that there were significantly more lowstretches than twists and kicks during the first week of observation. In fact, all figures for each week are significantly different except the number of twists and kicks during the first week. A t test on the standard errors of differences between means of displays per sequence (Table 3) shows that all are significantly different ($p < 0.001$) from each other except for the third and fourth weeks.

Although a courting male may limit himself to only one display, he often presents a sequence of them, either several of the same ones or a combination of the three.

Table 3

Display frequencies at various times of the rut

	Sept. 6—12	Sept. 13—19	Sept. 20—26	Sept. 27— Oct. 3
No. display sequences observed	7	44	95	100
No. sequences per hour of obs.	0.4	1.6	4.1	9.7
No. lowstretches	6 (86 %)	40 (51 %)	108 (17 %)	40 (5 %)
No. twists	1 (14 %)	31 (39 %)	376 (59 %)	487 (62 %)
No. kicks	0	8 (10 %)	157 (24 %)	265 (33 %)
Average no. displays per sequence	1.0±0.0	1.8±0.3	6.7±1.1	7.9±0.9

The combinations tend to follow a certain pattern. A lowstretch, if given, almost always precedes a twist, and, in fact, the two may be performed in one continuous motion. The twist and kick are usually executed simultaneously, whereas it is rare for a kick to occur during or after a lowstretch.

Males display more often and with greater vigor as the rut proceeds. They seldom displayed in early September, and, when they did, they limited themselves to a brief lowstretch or twist. On September 18 and 19, the rut suddenly intensified and probably reached a peak in early October. During that period, males displayed in long sequences, an average of some 7 to 8 displays per sequence with as many as 75 following each other in rapid succession. The average number of displays per sequence during the height of the rut as given in Table 3 represents a minumum for courting animals often moved from our sight. Aeschbacher (in press) has shown for ibex that the number of displays in a sequence increases as the female approaches full estrus.

Occasionally a male remains some 10 to 20 m from an estrous female, moving and halting whenever she does, but usually he tends her closely, often with his head almost touching her rump. Now and then he may jerk his head down, as if to make her move. If she runs, he pursues, sometimes twisting behind her as they race in and out of ravines, around trees, and along ledges. After a run that may last a few seconds to several minutes the female halts and the male displays again, not in the restrained fashion of the early rut but with vigorous and jerky movements that may culminate in a mounting attempt. A female quite commonly repulses the male, presenting her horns to him or butting him in the head or neck, behaviour which we recorded 18 times. She may also back into a rocky niche or retreat backwards along a narrow ledge, thereby deterring the male. A receptive female stands or walks slowly with her back slightly humped and her tail held limply horizontal; she may also wiggle her tail rapidly back and forth. A condensed excerpt from our field notes describes the climax of a courtship:

> The class V male twists and kicks and twists twice more as he stands beside the female. Gently he licks her neck. She takes a step forward. Twisting and rearing up with the same movement, he mounts her briefly. He dismounts and twists twice. The female rubs her face on his. He mounts again, gets off, twists vigorously, and mounts once more, just for a second or two. Then, standing parallel to the female, he twists and kicks. She nuzzles his face and neck and he reciprocates. Stepping back, he twists and kicks behind her, moves up beside her again, and they mutually nuzzle each other's face. He mounts once briefly and twists twice, always with much flicking of the tongue. Between displays he often has his tongue sticking out between his lips. The female licks his neck and face. He mounts her and she rubs her face against his. Twice he twists beside her. After another cursory mounting, he stands by her, his penis unsheathed, and twists three times. A class III male walks up, but, when the adult turns toward him, he scampers away. Slowly, walking side by side, the courting pair disappears from view into a ravine after having been in sight 15 minutes.

Mutual nuzzling and licking, as described in this example, were observed only at the height of courtship, except once when two class IV males behaved briefly in that manner.

The lowstretch, twist, and kick and associated gestures are with rare exception displayed only by males toward females, a situation different from that found in various sheep in which males commonly use these patterns also during agonistic encounters among themselves (Geist 1971). However, on 4 occasions a wild goat male displayed courtship patterns to another male: one class V male kicked at another 3 times while sparring with him, a class IV male flicked his tongue and kicked at a reclining class IV male and took his rest site after he moved, a class IV male interrupted his courtship to flick his tongue and twist at a nearby class III male, and a class V male also behaved like that toward a class IV male under similar circumstances. In each case a dominant individual treated a subordinate one as

he would a female. SHANK (1972) found that feral domestic goat males may direct courtship patterns at other males after dominance fights, situations similar to those in which we observed the behavior.

Age differences in display frequencies: Males of all ages participated in the rut, but there were great differences in the amount of displaying by the various age classes. Few class II, I and yearling males had their tails raised above the horizontal, whereas almost half of the class III males and most of the class IV and V males had their tails in that position (Table 2).

Class IV and V males displayed most courtship patterns proportionately at least twice as often as would be expected from their number in the population (Table 4). These two classes were equally active in marking themselves with urine and sniffing females, but in actual courting and mounting the class V males were the main participants. Of the 24 mountings observed, one by a class V male appeared to have been successful. Class III males displayed relatively little, although they often hovered around courting pairs, and young males, those 3½ years or less old, seldom interacted with females in part because they were often chased away by older animals.

Table 4

Frequency of occurrence (in percent) of some courtship patterns in the various male age classes

Pattern	Total No. Obs.	Age Class					
		V	IV	III	II	I	Yearl.
Percent males in age class		19	25	13	10	14	19
Urinating on forelegs	4	75.0	25.0	—	—	—	—
Touching penis with mouth	61	36.1	55.7	4.9	1.6	1.6	—
Sniffing vulva	105	32.3	48.6	11.4	2.9	2.9	1.9
Lipcurling	82	46.3	43.9	6.1	1.2	2.4	—
Lowstretching	194	50.0	43.3	3.6	1.5	.5	1.0
Twisting	895	48.9	39.2	8.4	.4	2.2	.8
Kicking	430	53.3	34.2	9.5	—	1.6	1.4
Mounting	24	66.6	12.5	4.2	—	4.2	12.5

During the few times when young males did attempt to court, display sequences were brief, limited to fewer than 8 patterns (average 3.0). Class III males behaved similarly except that an animal courted intensively on two occasions, displaying 21 and 41 patterns, respectively. With males mating little before the age of 5½ years and seldom living longer than 10 years, as revealed by growth rings on horns found in the field and collected by trophy hunters, they have at most 4 rutting seasons during which to contribute their genes to the population.

Dominance among males

Although there may be many males in a herd, these are quite tolerant of each other and aggression is uncommon except during competition for an estrous female. Class IV and V males tend to congregate within a herd, sometimes as many as 10 together, sniffing and briefly following any passing female, lip-curling side by side in response to the same urine, and otherwise behaving amicably. If several females are in estrus, each will be appropriated by a large male, and we have seen three

Table 5

Frequency of aggression (jerking, lunging, chasing, and butting only) among age classes of males

Aggressor	Recipient						Total No. Aggressions
	V	IV	III	II	I	Yearl.	
V	12	43	33	5	4	6	103
IV		8	7	2	2	1	20
III			1	0	2	1	4
II, I, Yearl.						1	1

couples near each other without strife. However, if a male is courting a female, he becomes intolerant of other males that evince interest in her, and he attempts to chase them away. In such a situation, competition for the female could be severe unless established priorities exist. That there are priorities was intimated earlier when it was noted that class IV and V males do most courting. Dominance, and with it the right to an estrous female, can be established in two ways: 1. by displaying certain status symbols to which another animal responds without there being a need for a test of strength, and 2. actual combat to determine the strongest animal.

Males in the various age classes differ markedly in size, pelage color, and horn length. These physical characters act as status symbols in that a smaller male generally avoids conflict with a larger one. It was, for instance, common for a young male to leave a path casually or begin to graze intensively at the approach of an adult. Several males are usually attracted to an estrous female but the largest one appropriates her without being challenged by his smaller rivals. He prevents them from venturing close to the female with various aggressive gestures including a jerk of the head during which the horns are pointed at the opponent, a lunge, a chase, sometimes for 30 m or more, and actual contact in the form of a butt in the body. Such butts may be violent. For example, a class IV male had mounted a female when a class V male rushed up and butted him so hard in the neck that he almost fell. We recorded 128 aggressions of this kind (Table 5). Males usally threatened animals smaller than themselves, with class V males being particularly active in this respect. Size and other differences are often apparent even among two males of the same age class, and the smaller of the two usually retreats in a competitive situation. An example from our field notes describes the ways in which males displace each other around a female:

> A class III male twists and kicks once behind a female. Another and somewhat larger class III male trots up and cuts in front of the other, taking his place by the female without being challenged. Immediately afterwards a class IV male arrives and lunges at the larger of the class III males so suddenly that the latter has barely time to turn around and catch the blow with his horns. The class IV male backs off a meter, then clashes once more with his opponent before following the female. The two class III males, joined by a third, trail behind. A class V male appears, jerks his head at the class IV male, who hastily steps aside, and takes his position behind the female.

Occasionally a class V male attempts to prevent other males from approaching any females in his vicinity, regardless of whether they are in estrus. One such male tried to guard 3 females for several minutes from 6 inquisitive males, a task which kept him running almost continuously.

When two males are of about equal size, it may be conjectured that status symbols are not sufficiently distinctive to determine dominance without a test of strength by some form of horn clashing. Wild goats may clash while facing each other

and while standing side by side, sometimes following contact with a sparring match of pushing and head-twisting. One male may also rear on his hindlegs, standing sideways to the other animal, then twist his torso and tip his head toward the opponent, who lowers his horns ready to receive a blow, before lunging downward to clash. Occasionally both rear and clash either before or after their forelegs touch the ground again. Several clashes may follow in rapid succession. Clashing was infrequent among rutting wild goats, in contrast to various wild sheep which commonly use this form of combat (Geist 1971; Schaller, Mirza 1973). We tallied 48 clashing encounters, some involving repeated horn contacts, but only 6 of these occurred in direct competition over a female. Even males of similar size appeared to have a rank order, except in a few instances. On the basis of studying Alpine ibex, Nievergelt (1967) suggested that males establish rank by fighting before the rut with the result that there is little strife during the rut. This presupposes that all males recognize each other individually, an unlikely situation in a large population. However, relatively few class IV and V males were in our study area, and some of these no doubt had aggressive encounters in the past and remembered them. It is also probable that wild goats are much better at evaluating subtle differences in status symbols, both physical and behavioural, than we are, and two animals which to us appear similar may not look that way to a goat. Whatever the mechanism, although competition for estrous females may seem intense, actual combat is rare because males perform within the framework of a hierarchical system.

Discussion

Several members of the genus *Capra* have been studied in detail, and we shall compare some aspects of the courtship behaviour of Alpine ibex (Steinhauf 1959; Walther 1961; Nievergelt 1967; Aeschbacher, in press), Kashmir markhor, *Capra falconeri cashmiriensis* (Schaller, Mirza 1971), and feral domestic goats of mixed breed (Shank 1972) with that of wild goat. Since the wild goat is thought by some to be the sole progenitor of the domestic goat (Ellerman, Morrison-Scott 1951), behavioural comparison between these forms are of special interest.

The adult males of wild species are often solitary or in male herds except during the rutting period. The domestic goats studied by Shank (1972) showed no marked sexual segregation, probably because in that population some mating occurs all year. However, social organization can be influenced by environmental conditions, and feral goats living in a more severe climate than coastal British Columbia, where Shank observed them, might show breeding and herding patterns similar to those found in other *Capra*. Otherwise the general rutting behaviour of the four kinds of *Capra* is similar. Several males are usually in a herd with the females and maintain a rank order with the largest individuals appropriating estrous females and deterring smaller males from doing so by using a variety of aggressive gestures from a horn threat to a chase and butt. Large males consequently do a disproportionate amount of courting, both in the number of interactions and number of displays per interaction. A courting male remains near an estrous female, displays to her, sometimes chases her, and may be either rebuffed with a poke of her horns or nuzzled by her as an indication of her receptivity. Shank (1972) noted several instances of social disorder among courting domestic goats with several males indiscriminately chasing and mounting a female and fighting with each other regardless of rank. Aeschbacher (in press) observed several ibex males displaying communally to a female, behaviour which resembles that described for domestic goats but at a low intensity.

Turning to individual courtship patterns, the behaviour of ibex, markhor, domestic goat, and wild goat is again alike, although slight differences exist in the execution of several displays. Rutting male goats may fold their tails over their rumps. Domestic goats differ from wild species in that both males and females often carry their tails raised horizontally or vertically even when not sexually active. Both domestic and wild forms nuzzle penises, insert penises into the mouth, and spray forelegs and heads with urine. A *Capra* male regardless of species also sniffs the perineal areas of females, stimulating the animals to urinate, then checks the urine before raising his muzzle with the lip curled up. Markhor, ibex, and wild goat males often wait until after the female has urinated before sniffing the fluid on the ground, in contrast to the domestic goat males studied by SHANK (1972) which usually let the females urinate directly into their mouths. Specific differences in the head movements of lip-curling males possibly exist. A wild goat male tends to keep his head motionless, whereas an ibex and markhor male may wave it from side to side, and in the latter species, also abruptly up and down.

Lowstretching, twisting, kicking, tongue-flicking, and wickering are probably found in all *Capra,* for not only do these patterns occur in the four kinds under discussion but also in the tur *(Capra caucasica)* according to STEINHAUF (1959) and WALTHER (1961). Wild goats execute the lowstretch rather quickly, and, on the whole, the display is not elaborate. A male ibex, on the other hand, may just stand by a female in a lowstretch. The lowstretch of markhor appears to be less cursory than that of wild goat but not as prolonged as that of ibex. Wild goat and markhor kick stiffly, the foreleg held straight, whereas ibex paw the air with the carpal hanging limply. SHANK (1972) noted that the domestic goats he observed kick stiffly but with the foreleg bent. We have seen domestic goats kick with a straight leg, indicating that breed or population differences may exist. These displays have not been studied quantitatively except in ibex and wild goat. Leaving out tongue-flicking and wickering, AESCHBACHER (in press) recorded 3786 displays among ibex of which 11 % were lowstretches, 45 % were twists, and 44 % were kicks. The comparable percentages for wild goat were 13, 59, and 28. Wild goats twisted more and kicked less than ibex, but these differences have possibly little significance because the ibex data were obtained from a small captive herd.

The various goats differ greatly in their use of lateral displays. The head-up of wild goat has also been described for domestic goat and markhor, but not for ibex. An erect posture with chin tucked in is found both in wild goat and markhor, but SHANK (1972) does not mention it for domestic goat. It is also absent from the repertoire of ibex, and in fact, WALTHER (1961) noted that ibex seem to lack all lateral displays. The headdown of wild goat has not been described for the three other kinds of goat, although a display resembling it occurs in tahr *(Hemitragus),* which are primitive caprids, as well as in some rupicaprids. For example, the mountain goat *(Oreamnos americanus)* may display itself broadside to an opponent while walking stiffly with back hunched and neck arched far down (GEIST 1965). The Nilgiri tahr *(Hemitragus hylocrius)* employs a similar posture (SCHALLER 1970).

Since most *Capra* and related genera have not been studied in detail, it is difficult to evaluate the similarities and differences in behaviour found among the four kinds of goat described here. Except for the head-down display, the behaviour of rutting markhor and wild goat is alike, more so even than that of wild goat and domestic goat. After at least 8500 years of domestication (REED 1959), during which social and environmental pressures on the animals have been quite different from those acting on wild forms, it is not surprising that the behaviour of domestic goats has changed somewhat from that found in their probable progenitors. Besides differences in the

behaviour of domestic breeds are likely to occur, just as there are minor display differences between subspecies of ibex (see WALTHER 1961). Some domestic breeds may well resemble wild goats more in their behaviour than the animals observed by SHANK (1972). The ibex differs most from the other kinds of goats, particularly in its lack of lateral displays, suggesting that this species has had a longer period of independent evolution than, for instance, wild goat and markhor.

Zusammenfassung

Das Brunftverhalten der Bezoarziege

Das Brunftverhalten der Bezoarziege wurde während des Monats September 1972 in Pakistan studiert. Die Herden umfassen bis zu 100 Individuen; im Mittel waren es 22 Tiere pro Herde. Hierbei waren Männchen und Weibchen in ungefähr gleich großen Zahlen vertreten. Kämpfe der Männchen um brunftige Weibchen waren auf Grund der Rangordnung der Männchen selten. Dominanz ist hauptsächlich vom Besitz von Rangabzeichen, wie der Länge der Hörner, abhängig. Verschiedene Elemente des Brunftverhaltens werden beschrieben und quantitativ erfaßt. Erwachsene Männchen werben um Weibchen mindestens zweimal so häufig wie junge. Die Folgen des Werbeverhaltens wurden gegen Höhepunkt der Brunft länger und stiegen von 1.0 bis 7.9 Elementen des Werbeverhaltens pro Sequenz.

Das Brunftverhalten der Bezoarziege ist dem der Schraubenziege, des Alpensteinwildes und der Hausziege mit den Verhaltenselementen der Streckhaltung, des Laufschlagens und des Kopfdrehens, die bei allen 4 Formen vorkommen, ähnlich. Geringfügige Verhaltensunterschiede bestehen jedoch; auf sie wird hingewiesen. Ein wesentlicher Unterschied liegt im Vorhandensein bzw. Fehlen des Breitseit-Imponieren. Am ähnlichsten sind sich in ihrem Brunftverhalten Bezoarziege und Schraubenziege, der Steinbock weicht von den anderen Formen am meisten ab.

Summary

The courtship behaviour of wild goat was studied in Pakistan during September, 1972. Herds contained up to 100 members with an average of 22, males and females being present in about equal number. Fighting between males in competition for estrous females was rare because males had a hierarchy. Dominance was mainly based on the possession of status symbols such as horn length. Various aspects of courtship behavior are described and quantified. Adult males displayed to females proportionately at least twice as often as young males. Display sequences of courting males became longer as the rut approached its peak, increasing from 1.0 displays per sequence to 7.9.

The courtship behaviour of wild goat is similar to that of markhor, Alpine ibex, and domestic goat, with, for example, displays such as the lowstretch, kick, and twist being present in all 4 forms. However, minor behavioural differences do exist, and these are pointed out. A major difference is in the presence or absence of various lateral displays. In general, wild goat and markhor are most similar in their courtship behaviour and ibex differ most from the other three kinds of goat.

Acknowledgements

The study was financed by the New York Zoological Society and National Geographic Society. Of the many persons who helped us, we are particularly indebted to Mr. W. A. KERMANI, Secretary of Forests of the Government of Sind, Major S. AMANULLAH KHAN, Pakistan Wildlife Appeal of the World Wildlife Fund, and Dr. S. M. RIZVI, member of the Sind Wildlife Management Board. Dr. A. AESCHBACHER generously showed us his manuscript on ibex before publication.

Literature

AESCHBACHER, A.: Brunftverhalten des Alpensteinwildes *(Capra ibex ibex* L.). (unpublished manuscript seen in 1972).

DANFORD, C. (1875): Note on the wild goat *(Capra aegagrus* Gm.). Proc. Zool. Soc. London. pp. 458—468.

ELLERMAN, J.; MORRISON-SCOTT, T. (1951): Checklist of Palaearctic and Indian mammals 1758 to 1946. British Museum, London.

Geist, V. (1965): On the rutting behavior of the mountain goat. J. Mammal. **45**, 551—568.
— (1971): Mountain sheep: a study in behaviour and evolution. Chicago: University of Chicago Press.
Harrison, D. (1968): The mammals of Arabia. **2**. London: Ernest Benn.
Lydekker, R. (1900): The great and small game of India, Burma, and Tibet. London: Rowland Ward.
Maydon, H. (1937): Big game of India. London: Philip Allen.
Nievergelt, B. (1967): Die Zusammensetzung der Gruppen beim Alpensteinbock. Z. Säugetierkunde **32**, 129—144.
Reed, C. (1959): Animal domestication in the prehistoric Near East. Science **130**, 1629—1639.
Roberts, T. (1967): A note on *Capra hircus blythi* Hume, 1875. J. Bombay Nat. Hist. Soc. **64**, 358—365.
Schaller, G. (1970): Observations on the Nilgiri tahr (*Hemitragus hylocrius* Ogilby, 1838). J. Bombay Nat. Hist. Soc. **67**, 365—389.
Schaller, G.; Mirza, Z. (1971): On the behaviour of Kashmir markhor *(Capra falconeri cashmiriensis)*. Mammalia **35**, 548—567.
Schaller, G., Mirza, Z. (1973): On the behaviour of Punjab urial *(Ovis orientalis punjabiensis)*. In: The behaviour of ungulates in its relation to management. V. Geist and F. Walther, eds. IUCN Publ. (in press).
Shank, C. (1972): Some aspects of social behaviour in a population of feral goats (*Capra hircus* L.). Z. Tierpsychol. **30**, 488—528.
Steinhauf, D. (1959): Beobachtungen zum Brunftverhalten des Steinwildes *(Capra ibex)*. Säugetierkdl. Mitt. **7**, 5—9.
Stockley, C. (1928): Shikar. London: Constable and Co.
Wahby, A. (1931): Vie et moeurs des *Capra aegagrus* (Pallas) des Mts. Taurus (région d'Alaya). Archiv. Zool. Italiano **16**, 545—549.
Walther, F. (1961): Einige Verhaltensbeobachtungen am Bergwild des Georg von Opel-Freigeheges. Jahrbuch G. v. Opel Freigehege **3**, 53—89.

Authors' address: Center for Biology and Conservation, New York Zoological Society, Bronx, New York, 10460, U.S.A.

SCHRIFTENSCHAU

Herbert, H. J.: **The Population Dynamics of the Waterbuck *Kobus ellipsiprymnus* (Ogilby, 1833) in the Sabi-Sand Wildtuin.** Hamburg und Berlin: Paul Parey 1972. Mammalia depicta 7. 69 S., 36 Abb., 15 Tab. 34,— DM.

Im Sabi-Sand Wildtuin (Transvaal, ZA) darf die Wasserbockpopulation mit 1,6 Tieren / Quadratmeile und einer günstigen Alters- und Geschlechtszusammensetzung zwar als relativ stabil gelten. Doch sind die Tiere nirgendwo besonders zahlreich, oft räumlich begrenzt, ohne Populationszuwachs in den letzten 20 Jahren und seit 1930 zahlenmäßig stetig abnehmend. So untersucht Herbert in seiner wildbiologischen Studie die begrenzenden Faktoren.

Der territoriale Wasserbock lebt als primärer Graser in offenen Flächen maximal 2 km von der nächsten Wasserstelle entfernt. Künstliche Wasserregulierungen zogen eine langsame Austrocknung des Reservates und ein Vordringen des Dornbuschbestandes nach sich. So wurde der Lebensraum des Wasserbockes stark verändert. Heute leben 77 % des Bestandes auf den durch Brandrodung wieder freigelegten Flächen.

Als weitere begrenzende Faktoren dürfen die Bejagung durch Löwen, deren Hauptbeutetier *Kobus* ist, und vor allem in der Trockenzeit die Nahrungskonkurrenz durch Impalas angesehen werden. Diese haben sich durch die Biotopveränderung seit 1930 überstark vermehrt.

Für die Erhaltung der Wasserbockpopulation sind eine wieder bessere Wasserversorgung des Reservates, eine intensive Buschrodung und ein hoher Impala-Abschuß erforderlich.

J. Lange, Stuttgart

Irving, L.: **Arctic life of birds and mammals including man.** Berlin – Heidelberg – New York: Springer 1972. 192 S., 59 Abb., 44,— DM.

Der 2. Band der Reihe „Zoophysiology and Ecology" liefert eine Biologie der Vögel und Säugetiere einschließlich des Menschen in arktischen Gebieten. Einführend wird über deren Ausdehnung, ihre jahreszeitlichen Wasser- und Landtemperaturverläufe, Vereisungsänderungen, Pflanzenwuchs und die Variationen während geologischer Zeiträume berichtet. Im 3. und 4. Kapitel werden die Säugetiere und Vögel, die in den arktischen Regionen leben, nach Spezies, Verbreitung, Zahl, Ernährungsart und Wanderungs- bzw. Vogelflugperioden und -wege beschrieben. Kapitel 5 und 6 handeln von der Reproduktion und damit Aufrechterhaltung der Zahl und Verbreitung von Vögeln und Säugetieren, während im 7. Kapitel die Körpertemperaturen und deren Variationen, vor allem im Schlaf und bei Muskelarbeit, besprochen werden. Darauf folgt die Darlegung der Mechanismen, die zur relativen Konstanz der Körpertemperatur, auch arktischer Vögel und Säugetiere, aufgebracht werden, d. i. Isolation durch Federkleid oder Pelz (8. Kapitel) und Wärmeproduktion durch den Stoffwechsel (9. Kapitel). Die wichtige Kälte-Toleranz (Heterothermie) einzelner Körperabschnitte (bes. Gliedmaßen) bei Warmblütern und die Isolation durch subkutanes Fettgewebe bei Säugetieren ohne Pelz werden in Kapitel 10, die Bedeutung der Körpergröße im Hinblick auf Wärmeproduktion und kalte Umgebung in Kapitel 11 abgehandelt. Das letzte Kapitel widmet sich speziell der Anpassung des Menschen an kalte Umgebungen, wobei besonders zivilisatorische Einflüsse einbezogen werden.

Der Verfasser gehört zu den international erfahrensten Wissenschaftlern auf dem Gebiet der „arktischen" Biologie. Das Werk ist flüssig geschrieben, übersichtlich gegliedert und mit über 50 Abbildungen (meist graphische Darstellungen) ausgestattet. Trotz der starken Gliederung liest es sich leicht und kann auch dem gebildeten Laien Information und Genuß verschaffen. Andererseits bieten über 20 Tabellen dem Wissenschaftler wichtige, sonst nur schwierig zu findende Daten. Das Stichwortverzeichnis ist leider sehr unzureichend, über moderne Ergebnisse der zitterfreien Thermogenese hat der Rezensent nichts gefunden, und die Herausstellung der interessanten Kälteadaptation bei peripheren Nerven sollte vielleicht durch Untersuchungen der Muskelkontraktilität bei niederen Temperaturen ergänzt werden.

Alles in allem ein gut ausgestattetes Werk über ein Gebiet, das bisher nicht zusammenfassend dargestellt wurde und dem man bei Fachleuten und Laien eine weitere Verbreitung wünschen kann.

H. Bartels, Hannover

Stern, J. T.: **Functional myology of the hip and thigh of Cebid monkeys and ist implications for the evolution of erect posture.** Basel: Karger 1971. Bibliotheca primatologica no. 14. X + 318 pp., 25 figs., 23 tabs., 78,— DM.

Die vorliegende Monographie hat die erklärte Absicht, einen Beitrag zur Klärung des Bipedie-Problems zu leisten. Es sollte festgestellt werden, welche Art von Lokomotion Umstrukturierungen der Hüftregion hervorbringt, die eventuell präadaptativen Charakter im Hinblick auf die Entstehung des aufrechten Gangs besitzen. Zu diesem Zweck untersuchte der Verfasser die Hüftmuskulatur an insgesamt 16 Cebidenspecies (60 Exemplare). Diese südamerikanischen Primaten bilden zwar vom Lokomotionstyp her eine kontinuierliche Reihe, jedoch konnten mögliche Ergebnisse von vornherein nur sehr fragwürdigen Analogie-Charakter besitzen. In myologischer Hinsicht füllt die eingehende Darstellung eine Wissenslücke; insbesondere die klaren Muskelansatzzeichnungen erlauben einen raschen Überblick, während die photographischen Tafeln die Muskeltopographie nur ungenügend wiedergeben. Skelettmorphologie und biomechanische Erwägungen sind m. E. zu wenig berücksichtigt; hingegen ist die statistische Behandlung der Meßdaten für künftige myologische Untersuchungen sicherlich richtungsweisend. Bei einigen Hüftmuskeln sind adaptive Konvergenzen zwischen neu- und altweltlichen Brachiatoren festzustellen, aber deren Beziehung zur Bipedie scheint mir nicht zwingend. Die Auffassung des Autors, "that man possesses hip and thigh musculature most similar to that of the slow-climbing primates which occasionally employ their hindlimbs in suspensory activities" (p. 303), scheint mir wichtigen konstruktiven und paläobiologischen Erwägungen zu widersprechen. So wertvoll die einzelnen Untersuchungsergebnisse auch sind, es bleibt doch eine Diskrepanz zur anspruchsvollen Ausgangshypothese bestehen.

W. Maier, Frankfurt a. M.

Der Energiehaushalt von Mensch und Haustier

"The Fire of Life". Ein Lehrbuch der Tierenergetik. Von Prof. Dr. MAX KLEIBER, Davis/California. Vom Verfasser ins Deutsche übertragen unter Mitwirkung von Univ.-Doz. Dr. JOHANNES OTTO GÜTTE, Göttingen. 1967. 358 Seiten mit 78 Abbildungen und 94 Tabellen. Leinen 86,— DM

„Das Buch ist eine in vielen Punkten gegenüber dem Original verbesserte Übersetzung der bekannten, 1964 erschienenen amerikanischen Ausgabe "The Fire of Life". Es gibt eine umfassende Einführung in die Bioenergetik des Menschen und der Tiere — speziell der Säuger — mit besonderer Berücksichtigung vieler praktischer Probleme. Verständlichkeit und Schärfe der Begriffe und Darstellungen — häufig unvereinbar erscheinende Gegensätze — bilden in diesem Buch eine erfrischende Einheit. Bei einem Minimum an geforderten physikalisch-mathematischen Voraussetzungen bestechen die Tiefe und Vielseitigkeit der Darstellung und das Geschick, trotz zahlreicher Details den Blick auf die wesentlichen Zusammenhänge zu lenken. Neben den allgemeinen Grundlagen bioenergetischer Fragen wie Aufbau und Abbau der Körpersubstanz, Formen des Wärmeaustausches mit der Umgebung, Regulierung der Körpertemperatur u. v. a. m. erfährt der Leser viele interessante konkrete Meßverfahren. Zahlreiche wissenschafts- und kulturhistorische Hinweise lockern den Text auf. Ein Anhang mit speziellen mathematischen Problemen und einer Aufgabensammlung sowie ein umfangreiches Literaturverzeichnis vervollständigen das ausgezeichnete Buch." Biologische Umschau

Riesen und Zwerge im Tierreich

Von Prof. Dr. EVERHARD JOHANNES SLIJPER, Amsterdam. Aus dem Niederländischen übertragen von RUTH BARTELS. 1967. 199 Seiten mit 106 Abbildungen im Text und auf 8 Tafeln. Leinen 28,— DM

„Das Buch ist trotz seiner allgemeinverständlichen Darstellungsweise auch für den Zoologen eine fesselnde Lektüre. Behandelt es doch die konstruktionsanatomischen und konstruktionsphysiologischen Implikationen der Körpergröße, ein Kapitel also, das im zoologischen Schrifttum zwar oft, sozusagen in Fußnoten, aber selten gründlich und zusammenhängend dargestellt wird. Welche Größe kann im Rahmen der vorgegebenen Organisation, des vorgegebenen Konstruktionsplans von einem Insekt erreicht werden? Bis zu welcher Kleinheit kann, technisch gesprochen, der Konstruktionsplan Säugetier „minimiert" werden? Hätte der Mensch seine kulturelle und zivilisatorische Leistung auch mit der Körpergröße sagen wir eines Löwenäffchens vollbringen können? Wie klein und wie groß kann ein flugfähiges Tier werden? Das sind einige der Fragen, die in den 9 Kapiteln des Buches angeschnitten und behandelt werden. Es kann nicht wundern, daß bei einem solchen Versuch, die Konsequenzen der Körpergröße anatomisch und physiologisch aufzuschlüsseln, manche Fragen zwar gestellt, aber nicht erschöpfend beantwortet werden können, einfach weil einschlägige quantitative Untersuchungen noch fehlen. Gerade darin liegt das Anregende des Slijperschen Buches: Es zeigt allenthalben lohnende Felder experimenteller Untersuchungen auf." Berichte über die gesamte Biologie

Die Sinneswelt der Tiere und Menschen

Fragen, Ergebnisse und Ausblicke der vergleichenden Sinnesphysiologie. Für Wissenschaftler und Naturfreunde. Von Dr. LORUS J. MILNE und Dr. MARGERY MILNE. Aus dem Amerikanischen übersetzt von INGEBORG SCHARTZKOPFF. 2. Auflage. 1968. 315 Seiten. Leinen 26,40 DM

„*Omnis cognitio incipit a sensu:* Alle Erkenntnisse beginnen mit der Sinneswahrnehmung. Diese Feststellung eines Philosophen des Mittelalters hat nichts von ihrer Gültigkeit eingebüßt. Unsere Sinne unterrichten uns über unsere Umwelt. Es ist Aufgabe der Sinnesphysiologie, herauszufinden, wie dies im einzelnen geschieht. Leider waren die Ergebnisse dieser Disziplin, weil in schwer verständlicher Fachsprache abgefaßt, dem interessierten Laien bisher kaum zugänglich. Es ist das Verdienst des Forscherehepaares MILNE, ein Werk geschaffen zu haben, das uns in verständlicher Sprache in die Wissenschaft von den Sinnen einführt. Ohne daß die wissenschaftliche Gediegenheit darunter leidet, ist das Buch so fesselnd geschrieben und so flüssig übersetzt, daß man es in einem Zuge lesen kann. Die Fülle an Tatsachen, die im Text behandelt wird, ist durch ein umfangreiches Literaturverzeichnis untermauert und durch ein ausführliches Namen- und Sachregister erschließbar. Daher besitzt das Buch in vorteilhafter Weise auch Eigenschaften eines Lehrbuches und Nachschlagewerkes." Bonner Zoologische Beiträge

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere

Von Prof. Dr. ALFRED SHERWOOD ROMER, Harvard University. Aus dem Amerikanischen übersetzt und bearbeitet von Prof. Dr. HANS FRICK, München. Mit einem Geleitwort von Prof. Dr. DIETRICH STARCK, Frankfurt a. M. 3., neubearbeitete und erweiterte Auflage. 1971. XVI, 590 Seiten mit 415 z. T. farbigen Abbildungen. Leinen 68,— DM

„Was an der ersten Auflage bereits gerühmt wurde — die anschauliche und übersichtliche, gemeinverständliche und dabei exakte und kritische Einführung in das weite Gebiet der vergleichenden Wirbeltieranatomie — kann mit Fug und Recht auch bei dieser Neuauflage hervorgehoben werden. Das Buch gehört zu den besten auf dem Gebiet der vergleichenden Anatomie, beeindruckend ist dabei besonders die enge Verzahnung von Struktur, Funktion, Paläontologie und Entwicklungsgeschichte." Biologisches Zentralblatt

Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Tiere

Von Prof. Dr. ROLF SIEWING, Erlangen. 1969. 531 Seiten mit 1300 Abbildungen. Ln. 64,— DM

„Es gibt Lehrbücher, die sind gut, wertvoll, notwendig oder nützlich. Das Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Tiere von Professor Rolf Siewing aber ist darüber hinaus ein kostbarer Besitz. 1300 Abbildungen heben das Werk aus dem Rahmen der üblichen Lehrbücher heraus. Eine große verlegerische Leistung im Dienste der Wissenschaft... Die Entwicklungsgeschichte von der einfachen Furchung bis zu den komplizierten Entwicklungsvorgängen embryonaler Stadien der hochentwickelten Organismen wird bei Wirbellosen und Wirbeltieren bis hin zum Menschen dargestellt. Damit unterscheidet sich das Werk von früheren Büchern ganz erheblich." Zoologischer Zentralanzeiger

Biologie der Geburt

Eine Einführung in die vergleichende Geburtskunde. Von Dr. CORNELIS NAAKTGEBOREN, Amsterdam, und Prof. Dr. EVERHARD JOHANNES SLIJPER. 1970. 225 Seiten mit 275 Abbildungen und 14 Tabellen. Leinen 53,— DM

„In neun Kapitel gegliedert, haben die Autoren des vorliegenden vorzüglichen Werkes sehr viel Wissenswertes aus Schrifttum und Praxis auf dem Gebiet des Partusgeschehens zusammengetragen. Die Geburtskunde aus vergleichender Sicht bietet dem Leser viel Wissenswertes über die Geburt bei Säugern einschließlich des Menschen. Umfassende Kenntnis der zoologischen Literatur, eigene Beobachtungen und Experimente liegen der komprimierten, jedem Vorgebildeten verständlichen Darstellung zugrunde. Viele Fotos, schematische Zeichnungen, Graphiken und Tabellen beleben und bereichern das Textliche. Das jedem Kapitel angefügte Literaturverzeichnis gibt dem am Detail Interessierten überdies die Möglichkeit, sich noch tiefer in die Materie einzuarbeiten. Die Verfasser wenden sich mit dem Buch an alle Humanmediziner, Tierärzte, Zoologen und Anthropologen, die ihr Wissen durch Kenntnisse in der vergleichenden Geburtskunde auf eine breitere Basis stellen oder ein wertvolles Nachschlagewerk zur Hand haben wollen. Es kann jedem Kollegen, der mit Problemen um die Geburt des Säugers konfrontiert wird, empfohlen werden." Österreichische Tierärztezeitung

Artbegriff und Evolution

Von Prof. Dr. ERNST MAYR, Harvard University, Cambridge/Mass. Aus dem Englischen übertragen von Prof. Dr. GERHARD HEBERER, Göttingen, unter Mitarbeit von Prof. Dr. GEORG H. W. STEIN, Berlin. 1967. 617 Seiten mit 65 Abbildungen und 42 Tabellen. Leinen 86,— DM

„Neben grundlegenden Informationen über die Evolutionsbiologie, den Artbegriff, die Isolationsmechanismen, die genetische und ökologische Speziation — um nur einige Kapitel zu nennen — muß die souveräne Art der Darstellung, die Didaktik des Aufbaues und die sachliche Analyse auch der noch strittigen und nicht gelösten Probleme besonders hervorgehoben werden. Das Buch steht als Standardwerk neben denen von Darwin, Dobzhansky, Huxley und Simpson." Mitteilungen der Anthropologischen Gesellschaft

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Mammals

C 22209 F

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

Herausgegeben von P. J. H. van Bree, Amsterdam – W. Fiedler, Wien – W. Herre, Kiel – K. Herter, Berlin – H.-G. Klös, Berlin – H.-J. Kuhn, Frankfurt a. M. – B. Lanza, Florenz – T. C. S. Morrison-Scott, London – H. Nachtsheim, Berlin – J. Niethammer, Bonn – H. Reichstein, Kiel – D. Starck, Frankfurt a. M. – F. Strauss, Bern – E. Thenius, Wien – W. Verheyen, Antwerpen

Schriftleitung M. Röhrs, Hannover – H. Schliemann, Hamburg

39. BAND · HEFT 3

Juni 1974



VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Inhalt

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts and by Current Contents (Series Agriculture, Biology and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

Dieses Heft enthält zwei Beilagen des Verlages Paul Parey

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

Herausgeberschaft und Schriftleitung: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Herrn Prof. Dr. Manfred Röhrs, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule, 3000 Hannover, Bischofsholer Damm 15. Korrekturfahnen bitten wir z. Hd. Herrn Prof. Dr. Harald Schliemann, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität, 2000 Hamburg 13, Papendamm 3, zurückzusenden.

Manuskripte: Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse von wenigen Zeilen in deutscher und englischer Sprache sowie eine englische Übersetzung des Titels anzufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerographie, Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe des zwischen der Inkassostelle für urheberrechtliche Vervielfältigungsgebühren und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Gesamtvertrages vom 15. 7. 1970 zu behandeln.

Sonderdrucke: An Stelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Alle Rechte, auch die der Übersetzung, des Nachdrucks, der photomechanischen Wiedergabe und der Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen sind vorbehalten. Gewerblichen Unternehmen wird jedoch die Anfertigung einer photomechanischen Vervielfältigung von Beiträgen oder Beitragsteilen für den innerbetrieblichen Gebrauch durch Photokopie, Mikrokopie und dergleichen nach Maßgabe des zwischen der Inkassostelle für urheberrechtliche Vervielfältigungsgebühren und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Gesamtvertrages vom 15. 7. 1970 gegen Bezahlung der dort vorgesehenen Gebühr bis zu drei Exemplaren gestattet. Die Vervielfältigungen haben einen Vermerk über die Quelle und den Vervielfältiger zu tragen, und die in dem Gesamtvertrag vorgesehene Gebühr ist an die Inkassostelle für urheberrechtliche Vervielfältigungsgebühren GmbH, 6 Frankfurt/M. 1, Gr. Hirschgraben 17/21, zu entrichten. Erfolgt die Gebührenentrichtung durch Wertmarken der Inkassostelle, ist je Druckseite und Exemplar eine Marke im Wert von 0,40 DM zu verwenden.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 128,— DM zuzügl. amtl. Postgebühren. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 23,50 DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder beim Verlag Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden.
Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin. — Printed in Germany by C. Beckers Buchdruckerei, Uelzen.

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 129—200
ISSN 0044—3468 / ASTM-Coden: ZSAEA 7 39 (3) 129—200 (1974)

Die Tragzeit der Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus)*

Von U. Schmidt

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bonn

Eingang des Ms. 3. 12. 1973

Die Fortpflanzungsbiologie europäischer Fledermäuse hat Eisentraut (1936) detailliert beschrieben und auch die Vespertilioniden Nordamerikas sind in dieser Hinsicht intensiv bearbeitet (Asdell 1964). Bei den meisten tropischen Fledermäusen liegen jedoch nur vereinzelte Beobachtungen vor. Die Kenntnisse beschränken sich zum größten Teil auf die Anzahl der Jungen und auf die Fortpflanzungszeit (Wilson 1973); genaue Angaben über die Tragzeit fehlen völlig. Den Sexualzyklus der Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus)* haben Wimsatt und Trapido (1952) untersucht, aber auch sie konnten die Dauer der Tragzeit nur schätzen (zwischen 5 und 9 Monaten). In einer kürzlich veröffentlichten Arbeit über die Jugendentwicklung von *Demodus* (Schmidt und Manske 1973) war es noch nicht möglich, eine exakte Tragzeit anzugeben, da bei der Haltung der Tiere in einer größeren Kolonie der Konzeptionszeitpunkt unbekannt blieb.

Um den Konzeptionstag genau bestimmen zu können, wurden die Fledermäuse einer kleinen Kolonie (2 ♀♀ mit ihren Jungtieren, 1 adultes ♂) täglich inspiziert. Am 18. 9. 1972 herrschte große Unruhe in der Gruppe: Beide ♀♀ und ihre Jungen hatten verschiedene Bißwunden; bei dem ♂ traten die Hoden extrem hervor und der Penis war gerötet; die Vagina eines ♀ war durch einen weißlichen, gallertartigen Pfropf verschlossen, in dem sich Spermien (Abb. 1) nachweisen ließen. Die Spermien besitzen einen Schwanz von ca. 60 μ Länge, davon entfallen 12,5 μ auf ein verdicktes Mittelstück; der Kopf hat eine Länge von 5 μ und eine Breite von 3 μ. Am gleichen Tag wurde das ♀ mit ihrem Jungen isoliert und während der folgenden Zeit 2—3mal in der Woche morgens gewogen. Am 29. 3. 1973, 191 Tage nach der Kopulation, erfolgte eine Fehlgeburt, woraufhin die Tiere zurück in die Zuchtkolonie gebracht wurden. Drei Wochen später, am 18. 4. 1973, konnte bei diesem ♀ erneut ein Vaginalpfropf mit Spermien festgestellt werden. Auch das Verhalten der übrigen Tiere deutete auf die Kopulationsbereitschaft eines ♀ hin. Das ♀ wurde wieder isoliert und regelmäßig untersucht sowie gewogen. Vier Wochen nach der Kopulation war ein winziger länglicher Wulst palpierbar, der im Laufe der Zeit zu einer runden, sich ständig vergrößernden Embryonalblase anwuchs. Nach 2 Monaten nahm das Durchschnittsgewicht langsam zu und stieg bis zur Geburt linear an (Abb. 2). 160 Tage nach der Konzeption war an den Seiten der Vulva eine leichte Pigmentierung festzustellen, 10 Tage später begann sich ein ovales Gebiet (⌀ 11 mm) um die Geschlechtsöffnung dunkel zu pigmentieren und nach weiteren 4 Tagen

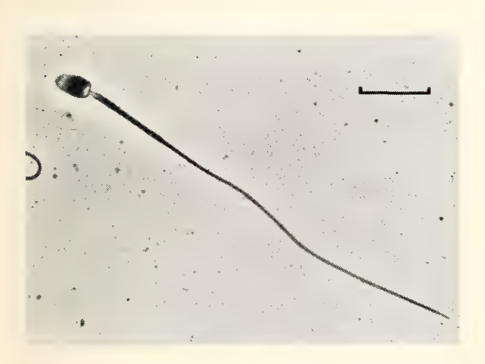


Abb. 1. Spermium von *Desmodus rotundus* (Phasenkontrastaufnahme). Länge des Balkens: 10 μ

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 129—132
© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

waren dunkle Flecken seitlich der Zitzen sichtbar (ähnliche Werte fanden sich auch bei der vorhergehenden Trächtigkeit). GREENHALL (1965) zitiert THURAT (ohne Literaturangabe), daß trächtige ♀♀ einen dunkelroten Fleck auf der Vagina besäßen, der sich aus einer winzigen Verfärbung entwickeln würde. Zumindest bei der mexikanischen Form von *Desmodus,* die mir zur Verfügung steht, handelt es sich um eine schwarze Melaninpigmentierung, und das gesamte Areal um die Vagina verfärbt sich gleichmäßig, wobei die Tiefe der Schwarzfärbung bis zur Geburt hin zunimmt. Nach der Geburt verschwindet die Pigmentierung langsam wieder.

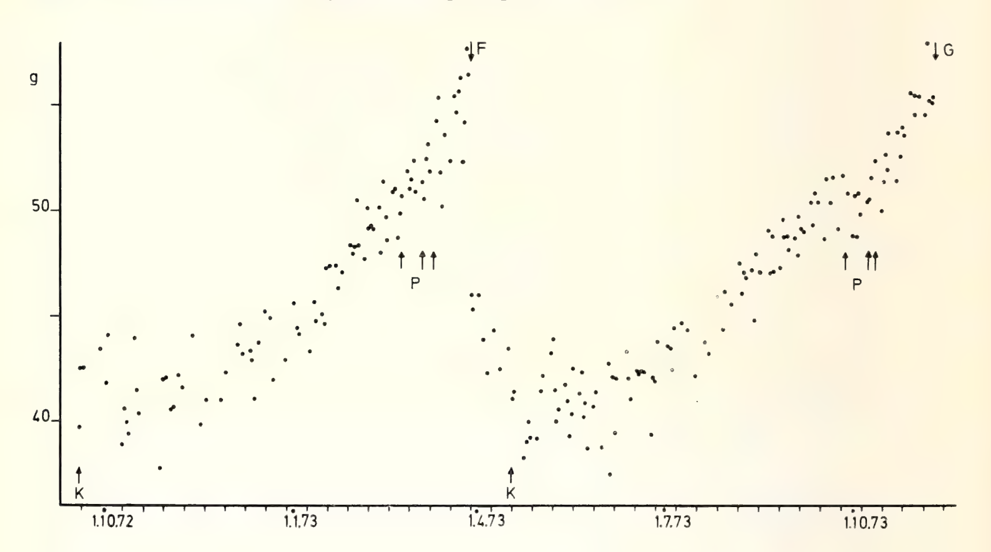


Abb. 2. Gewichtskurve eines *Desmodus*-♀. Ordinate: Gewicht (g); Abzisse: Tage (vom 10. 9. 1972 bis 14. 11. 1973), 10 Tage pro Unterteilung. F = Fehlgeburt; G = Geburt; K = Kopulation; P = Pigmentierung (1. Pfeil: Beginn der Pigmentierung seitlich der Vulva; 2. Pfeil: Beg. der flächigen Pigm. um die Vulva; 3. Pfeil: Beg. der Pigm. um die Zitzen)

Die Geburt erfolgte in der Nacht zum 10. 11. 1973, 205 Tage nach der Konzeption. Das Junge klammerte am Morgen, an einer Zitze festgebissen, am Bauch der Mutter, die Nachgeburt hing noch an der Nabelschnur. Das Gewicht des Jungtieres konnte nicht ermittelt werden, da es ohne Verletzungen nicht von der Zitze zu lösen war. Die Länge des Vorderarmes betrug 27 mm (die Fehlgeburt mit anhängender Placenta hatte ein Gewicht von 4,55 g, Vorderarmlänge 13 mm). Es war das dritte lebende Jungtier, das von diesem ♀ im Labor geboren wurde (I. ♀ 9. 9. 1971; II. ♂ 25. 7. 1972; III. ♂ 10. 11. 1973).

Exakte Tragzeiten lassen sich wohl nur im Labor bestimmen, wo man durch Beobachtung der Kopulation und anschließender Isolierung des ♀ kontrollierbare Bedingungen schaffen kann. Leider zeigen nur wenige Wildtiere den gesamten Sexualzyklus unter Gefangenschaftsbedingungen, so daß die Tragzeit aus der Untersuchung der Geschlechtsorgane im Freien gefangener Tiere geschlossen werden muß. Auch bei den Microchiropteren basieren die meisten Bestimmungen der Tragzeit auf dieser Methode. Erst in jüngster Zeit ist es gelungen, verschiedene Vespertilioniden im Labor zur Fortpflanzung zu bekommen und sogar durch künstliche Besamung einen Einblick in die Embryonalentwicklung zu gewinnen (RACEY 1973). Die eigentliche Tragzeit beläuft sich bei den Vespertilioniden zwischen 44 Tagen *(Pipistrellus)* bis zu 90 Tagen *(Corynorhinus)* (PEARSON et al. 1952). RACEY (1973) bestätigt, daß bei den winterschlafenden Fledermäusen in der gemäßigten Zone eine Festlegung der Tragzeit zwi-

schen Kopulation und Geburt nicht möglich ist, da z. B. bei *Nyctalus noctula* die Spermien im Genitaltrakt der ♀♀ bis zu 198 Tagen lebensfähig bleiben, wenn die Tiere bei niedrigen Temperaturen gehalten werden. Anders verhält es sich bei den homöothermen Chiropteren der tropischen Gebiete. Für *Desmodus* konnte Wimsatt (1962) nachweisen, daß diese Fledermäuse nicht die Fähigkeit besitzen, ihre Körpertemperatur niedrigen Außentemperaturen anzupassen. Sie benötigen eine relativ konstante Wärme von 20—27° C und können kurzdauernde Temperaturerniedrigungen durch erhöhte Stoffwechseltätigkeit ausgleichen (McNab 1973). Im Labor wurden Temperatur und Feuchtigkeit automatisch reguliert (26° C; 70 % rel. Feuchte). Eine Speicherung des Spermas erscheint bei diesen homöothermen Tieren unwahrscheinlich (Wimsatt und Trapido 1952), außerdem war ab der 4. Woche die Entwicklung des Embryos durch Palpation zu verfolgen.

Eine Tragzeit von 205 Tagen (ca. 7 Monate) ist für Säugetiere dieser Größe höchst ungewöhnlich. Insectivoren und Nager vergleichbarer Größe besitzen in der Regel Tragzeiten von ca. 3 Wochen (Asdell 1964). Bisher wurde nur bei einer anderen amerikanischen Fledermaus der insektenfressenden *Macrotus californicus* (Phyllostomatidae) eine ähnlich lange Embryonalentwicklung (8 Monate) festgestellt (Bradshaw 1962).

Eine Bedeutung erlangt die Kenntnis der Tragzeit von *Desmodus* für die Untersuchung der Populationsdynamik der Vampirfledermäuse. Als Überträger der paralytischen Tollwut, die jährlich Verluste an Tausenden von Haustieren in Lateinamerika verursacht, wird *Desmodus* als gefährlicher Schädling betrachtet. Neben anderen Faktoren ist auch die Kenntnis der Vermehrungsrate notwendig, um gezielte Bekämpfungsmaßnahmen ausarbeiten zu können. Mehrere Autoren haben beschrieben, daß bei *Desmodus* keine saisonale Fortpflanzungsszeit vorhanden ist, sondern Geburten zu jeder Zeit des Jahres stattfinden (Wimsatt und Trapido 1952; Flemming et al. 1972; Wilson 1973). In der Regel wird, wie bei den meisten Chiropteren, nur ein Junges geboren. Nach Schätzungen von Wimsatt und Trapido (1952) bringen Vampirfledermäuse innerhalb von 3 Jahren mindestens 4 Junge zur Welt, woraus sich bei einer Lebenserwartung von ca. 12 Jahren (Trapido 1946) etwa 16 Geburten pro ♀ ergeben. Die hier dargestellten Befunde haben gezeigt, daß alle 9 bis 10 Monate eine Geburt erfolgt. Dieses Zeitintervall erscheint mir auch für die freilebenden Tiere zuzutreffen. Das Lebensalter, in dem sich Jungtiere soweit von der Mutter gelöst haben, daß sie bei der Kopulation, die stets von heftiger Aggression seitens der ♂♂ begleitet wird, nicht gefährdet werden, beträgt ca. 2 Monate. Bis zur 5. Lebenswoche haben sie noch regelmäßigen Zitzenkontakt und bis zur 8. Woche werden sie bei Störungen von der Mutter fortgetragen. Erst dann hat sich auch ihre Flugfähigkeit soweit entwickelt, daß sie vor einem aggressiven ♂ fliehen können (Schmidt und Manske 1973). Es ist noch ungeklärt, wann *Desmodus* geschlechtsreif wird. Ein im Labor geborenes ♀ bekam mit 26 Monaten ihr erstes Junges. Die lange Jugendentwicklung, bei der die Tiere noch mit 9 Monaten gesäugt werden und erst mit 10 Monaten das Adultgewicht erreichen, läßt erwarten, daß die Vampirfledermäuse erst im zweiten Lebensjahr geschlechtsreif werden. Daraus läßt sich schließen, daß bei 10 Jahren Zeugungsfähigkeit ein ♀ 13 bis 14 Junge bekommen kann. Trotz dieser geringen Reproduktionsrate haben Vampirfledermäuse mit der Ausweitung der Viehzucht in allen Teilen des Verbreitungsgebietes stark zugenommen (WHO-Report 1973). Ihre große Anpassungsfähigkeit an veränderte Umweltbedingungen machen sie zu den erfolgreichsten Chiropteren Lateinamerikas.

Zusammenfassung

Ein *Desmodus*-♀ wurde sofort nach der Kopulation isoliert und regelmäßig untersucht und gewogen. Die Geburt fand 205 Tage nach der Konzeption statt. Da die Vampirfledermäuse

homöotherm sind, ist eine Speicherung des Spermas nicht anzunehmen. Die extrem lange Tragezeit wird unter verschiedenen Aspekten diskutiert.

Summary

The gestation period of the common vampire bat (Desmodus rotundus)

The duration of the gestation period of *Desmodus* was determined in the laboratory by isolating a female after copulation. Sperms were detectable in the vaginal plug. 205 days after conception the female gave birth to one young. The external alterations during gestation are described.

Literatur

Asdell, S. A. (1964): Patterns of Mammalian Reproduction. 2. ed. Ithaca, New York: Cornell Univ. Press.
Bradshaw, G. V. R. (1962): Reproductive cycle of the California leaf-nosed bat, *Macrotus californicus*. Science **136**, 645—646.
Eisentraut, M. (1936): Zur Fortpflanzungsbiologie der Fledermäuse. Z. f. Morphol. u. Ökol. d. Tiere **31**, 27—63.
Fleming, T. H.; Hooper, E. T.; Wilson, D. E. (1972): Three American bat communities: Structure, reproductive cycles, and movement patterns. Ecology **53**, 555—569.
Greenhall, A. M. (1965): Notes on behavior of captive vampire bats. Mammalia **29**, 441 bis 451.
McNab, B. K. (1973): Energetics and the distribution of vampires. J. Mamm. **54**, 131—144.
Pearson, O. P.; Koford, M. R.; Pearson, A. K. (1952): Reproduction of the lump-nosed bat *(Corynorhinus rafinesquei)* in California. J. Mamm. **33**, 273—320.
Racey, P. A. (1973): The viability of spermatozoa after prolonged storage by male and female European bats. Period. biol. **75**, 201—205.
Schmidt, U.; Manske, U. (1973): Die Jugendentwicklung der Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus)*. Z. Säugetierkunde **38**, 14—33.
Trapido, H. (1946): Observations on the vampire bat with special reference to longevity in captivity. J. Mamm. **27**, 217—219.
WHO-Report (1973): WHO expert committee on rabies. World Health Organization Technical Report **523**, 41—43.
Wilson, D. E. (1973): Reproduction in neotropical bats. Period. biol. **75**, 215—217.
Wimsatt, W. A. (1962): Responses of captive common vampires to cold and warm environments. J. Mamm. **43**, 185—191.
Wimsatt, W. A.; Trapido, H. (1952): Reproduction and the female reproductive cycle in the tropical American vampire bat, *Desmodus rotundus murinus*. Am. J. Anat. **91**, 415—446.

Anschrift des Verfassers: Dr. Uwe Schmidt, Zoologisches Institut der Universität, D-53 Bonn, Poppelsdorfer Schloß

Fledermausbeobachtungen auf der Insel Helgoland

Von G. Vauk

Aus der Inselstation Helgoland des Instituts für Vogelforschung, „Vogelwarte Helgoland", Hauptsitz: Wilhelmshaven

Eingang des Ms. 19. 12. 1973

Beobachtungen von Fledermäusen auf relativ weit der Küste vorgelagerten Inseln ohne eigene Fledermauspopulation sind, neben der faunistischen Bedeutung solcher Funde, vor allem hinsichtlich der Wanderungen dieser Tiere von besonderem Interesse.

Die etwa 1 km² große Insel Helgoland inmitten der Deutschen Bucht ist von der nächstgelegenen ostfriesischen Insel Wangerooge etwa 40 km, von der schleswig-holsteinischen Westküste, der Halbinsel Eiderstedt, etwa 50 km entfernt. Auf Helgoland auftauchende Fledermäuse müssen also einen mindestens 40—50 km langen, ununterbrochenen Über-Meerflug hinter sich gebracht haben. Haben sie die Insel erreicht, so stehen ihnen hier Höhlen und Spalten im stark zerklüfteten Buntsandstein zur Verfügung. Ebenso reichlich ist das Nahrungsangebot, da Helgoland eine arten- und individuenreiche Insektenfauna hat, der es auch an nachtaktiven Arten nicht fehlt (Caspers 1942; Kroll 1972; Vauk und Wittig 1971).

Erste Angaben über Fledermäuse auf Helgoland macht Dalla Torre (1889). Leider müssen seine Angaben mit einiger Vorsicht behandelt werden: „Im ganzen ergab sich aus der kritischen Durchsicht, daß Dalla Torre — so wertvoll viele Einzelangaben sind — nicht mehr als Grundlage für unsere Kenntnisse der Helgoländer Landfauna und die sich daraus ergebenden ökologischen Folgerungen dienen kann, da auf Grund einer Reihe von nachgewiesenen Fehlern die Sicherheit auch für die übrigen Angaben fehlt" (Caspers 1942). Diese Feststellung von Caspers gilt, wie wir sehen werden, auch hinsichtlich der Fledermäuse (siehe hierzu auch Heincke 1896). — Neuere Zusammenstellungen wurden von Mohr (1931 a, b), Caspers (1942) und Kirk (1970) gegeben. In der folgenden Zusammenstellung sind alle bekannten Daten zusammengefaßt, einschließlich derjenigen, die ich in den Jahren meiner Tätigkeit auf Helgoland (1956—1973) sammelte.

Zwergfledermaus *Pipistrellus pipistrellus* (Schreber, 1774): Der Erstnachweis für diese Art wurde durch ein Exemplar erbracht, das P. Mangelsdorf am 18. 10. 1971 halbverwest im Unterland der Insel fand. Für die Bestimmung danken wir H. Reichstein, Kiel. Der Skelett-Beleg befindet sich in der Sammlung der Inselstation. Wahrscheinlich das gleiche Exemplar war von uns bereits einige Tage vorher fliegend beobachtet worden.

Vermutlich zur gleichen Art gehören zwei Fledermäuse, die ich am 24. 5. 1956 im Südwesten der Insel jagend beobachtete.

Rauhhautfledermaus *Pipistrellus nathusii* (Keyserling und Blasius, 1839): Caspers (1942) berichtet, daß R. Drost (der damalige Leiter der Vogelwarte Helgoland) am 3. 9. 1927 auf dem Dampfer „Adler" zwischen Amrum und Helgoland ein Exemplar gefangen habe. Dieses Stück soll nach Mohr (1931 a) im Nordseemuseum auf Helgoland gewesen sein. Das Museum und seine Sammlungen wurden durch Kriegseinwirkungen zerstört. — Dies Helgoland-Vorkommen ist in der Verbreitungskarte bei van den Brink (1972) vermerkt.

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 133—135
© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Breitflügelfledermaus *Vespertilio serotinus* (Schreber, 1774): Diese Art wurde von Selys Longchamps (1882) im September 1879 nachgewiesen (Caspers 1942; Kirk 1970) und ist in der Verbreitungskarte bei van den Brink (1972) eingetragen. Mohr (1931 b) nennt ohne nähere Angaben Belege u. a. von Helgoland.

Nordfledermaus *Vespertilio nilssonii* (Keyserling und Blasius, 1910): Dalle Torre (1889) nennt diese Fledermaus als „jeden Herbst auf dem Zuge ziemlich zahlreich". Er beruft sich dabei auf (anscheinend mündliche) Angaben von Gätke. Nun steht wohl fest, daß Gätke ein vorzüglicher Beobachter und leidenschaftlicher Sammler war, der sich nicht nur mit Ornithologie, sondern ebenso auch mit mammalogischen, entomologischen und botanischen Problemen befaßte und der außerdem fast sein ganzes Leben auf Helgoland zubrachte (siehe hierzu Gätke 1866, 1900; Stresemann 1967). Da die Nordfledermaus nach 1889 nun aber nie wieder festgestellt wurde, obgleich seit 1890 fast ständig Meeresbiologen und Ornithologen auf der Insel waren, muß man wohl annehmen, daß hier entweder ein Mißverständnis zwischen Gätke und Dalla Torre vorlag oder daß Dalla Torre eine vielleicht leichthin von Gätke gemachte Bemerkung sehr großzügig auslegte (s. o.). Es ist ferner festzustellen, daß auch keine andere Fledermausart auf Helgoland jeden Herbst „auf dem Zuge ziemlich zahlreich" zu beobachten ist. Vielmehr beziehen sich alle Nachweise auf Einzelstücke, die dann und wann auf der Insel erscheinen. — Dalla Torre gibt weiterhin an, daß er (wohl bei Gätke) „Exemplare eingesehen" habe. Möglicherweise stammten diese Exemplare aber gar nicht von Helgoland (Mohr 1931 b), zumal bekannt ist, daß Gätke auch Vogelbälge fremder Herkunft in seiner Sammlung verwahrte. Ich schlage daher vor, *Vespertilio nilssonii* als bisher nicht für Helgoland nachgewiesen anzusehen und auch den entsprechenden Hinweis bei van den Brink (1972) zu streichen.

Abendsegler *Nyctalus noctula* (Schreber, 1774): Von Mohr (1931 b) werden, ohne genauere Angaben, Belege von Helgoland genannt. Genauere Daten liegen dagegen von zwei Exemplaren aus neuerer Zeit vor. So fand im September 1967 ein Badegast einen Abendsegler in seinem Strandkorb hängend und brachte ihn zur Vogelwarte. Hier wurde er im Fanggarten (dem einzigen busch- und baumbestandenen Gelände der Insel) in einen Starenkasten gesetzt und war am nächsten Morgen verschwunden.

Ein weiterer Abendsegler wurde am 31. 5. 1973 an einem Fenster im obersten Stockwerk des Leuchtturms gefangen und uns übergeben. Wir beringten das Tier und setzten es wiederum in einen Starenkasten innerhalb unserer Anlagen. Auch diese Fledermaus war am folgenden Morgen nicht mehr in dem Kasten und wurde auch sonst nicht wieder beobachtet. Es ist wahrscheinlich, daß beide Exemplare die Insel noch in der Nacht verlassen haben.

Zusammenfassung

Auf Helgoland wurden bisher vier Fledermausarten nachgewiesen: *Pipistrellus pipistrellus, Pipistrellus nathusii, Vespertilio serotinus* und *Nyctalus noctula.* Bei allen Nachweisen handelt es sich um Einzelstücke. Regelmäßige Wanderungen von Fledermäusen wurden auf Helgoland nicht beobachtet.

Summary

Bat-records on the Island of Helgoland

Up to now four species of bats have been recorded on Helgoland: *Pipistrellus pipistrellus, Pipistrellus nathusii, Vespertilio serotinus* und *Nyctalus noctula.* As far as these species are concerned, they have been single samples. Regular migrations have not been observed on Helgoland.

Literatur

BRINK, H. VAN DEN (1972): Die Säugetiere Europas. Hamburg und Berlin.
CASPERS, H. (1942): Die Landfauna der Insel Helgoland. Zoogeographica **4**, 127—186.
DALLA TORRE, K. W. v. (1889): Die Fauna von Helgoland. Jena.
GÄTKE, H. (1866): Die Kaninchen auf Helgoland. Peterm. Geogr. Mitt. 1866, 161—162.
— (1900): Die Vogelwarte Helgoland (2. Auflage). Herausg. R. BLASIUS. Braunschweig.
HEINCKE, F. (1896): Beiträge zur Meeresfauna von Helgoland. Vorbemerkungen. Wiss. Meeresunters. NF I, 95—98.
KIRK, G. (1970): Die Säugetiere der Insel Helgoland. Der Helgoländer Nr. 65/1970.
KROLL, H. (1972): Zur Nahrungsökologie der Gartengrasmücke *(Sylvia borin)* beim Herbstzug 1969 auf Helgoland. Vogelwarte **26**, 280—285.
MOHR, E. (1931 a): Die Landsäugetiere der schleswig-holsteinischen Inseln. Schr. Naturw. Ver. Schlesw.-Holst. **19**, 59—72.
— (1931 b): Die Säugetiere Schleswig-Holsteins. Herausgeb. Naturw. Ver. Altona/Elbe.
SELYS LONGCHAMPS, E. de (1882): Excursion à l' île d' Helgoland en Septembre 1879. Bull. d. l. Soc. Zool. France, Vol. VII, 250—279.
STRESEMANN, E. (1967): Vor- und Frühgeschichte der Vogelforschung auf Helgoland. J. Orn. **108**, 377—429.
VAUK, G.; WITTIG, E. (1971): Nahrungsökologische Untersuchungen an Frühjahrsdurchzüglern der Amsel *(Turdus merula)* auf der Insel Helgoland. Vogelwarte **26**, 238—245.

Anschrift des Verfassers: Dr. GOTTFRIED VAUK, Inselstation des Instituts für Vogelforschung, „Vogelwarte Helgoland", D-2192 Helgoland

Further observations on the delivery behaviour of the common marmoset *(Callithrix jacchus)*

By H. ROTHE

Institute of Anthropology, University of Göttingen

Receipt of Ms. 25. 6. 1973

Introduction

In a recent paper the delivery behaviour of the common marmoset *(C. jacchus)* has been discussed in detail (ROTHE 1973). However, due to several methodological inadequacies, such as observation by light, several questions concerning the parturition process had to remain unanswered. Recently, we had the opportunity to attend two more deliveries; the results obtained allow for conclusions about at least four main questions: 1. Does the pregnant ♀ leave the other group members before parturition? 2. Which aspect of the behaviour of the pregnant ♀ could be taken to indicate imminent parturition? 3. Do group members take any notice of the birth; if so, how do they react to labour, to the parturition process itself, and to the newborn infant(s)? 4. Does the mother bite the umbilical cord before eating the placenta?

We are aware of some flaws in both our observations and the interpretations of the results. We therefore hope for more information on the delivery process in Callithricidae by other workers.

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 135—142
© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Material and methods

Both ♀♀ (No. 11 and No. 12) came to our laboratories in 1968; they were already full-grown and had been recently caught in Brazil. Since then, each of them has given birth to more than 20 young (♀ No. 11 : 10 births; ♀ No. 12 : 9 births); in all, 30 of the young were brought up by their respective mothers. They remained with their parents in the two family groups of which No. 11 and No. 12, respectively, are the highest ranking females. Further details on the history of the two mothers and on the special rank-order relations in *C. jacchus* groups are given elsewhere (Rothe 1973).

On the basis of more than 30 previous pregnancies of five breeding females we were able to determine the day of an expected birth more or less accurately.

We started our observations at 08h00 in the morning, each female being checked every hour; from 18h00 on, observations were continuous. Street lighting from the windows was sufficient to guarantee exact observation; with ♀ No. 11, no extra light was turned on during the whole night; with ♀ No. 12, the light was switched on with the beginning expulsion of the fetuses.

Results

Month and hour of birth; inter birth interval; gestation period

Both deliveries took place in February at night; that is between 01h00 and 04h00 (♀ No. 11) and between 19h00 and 22h30 (♀ No. 12). The interbirth intervals were 155 and 156 days, respectively. We could not exactly determine the gestation period of ♀ No. 12 since this female was not observed during its postpartum estrus following the foregoing birth (August 30, 1972). Therefore, the day of conception is unknown. The pregnancy of ♀ No. 11 can be taken to have lasted 146 days, if we assume that the day of the previous postpartum estrus, when the first successful copulation (intromission and ejaculation) was noted, can be considered as the conception date (see also Rothe, in press.). No clear behavioural and bodily changes could be seen during the pregnancy of ♀ No. 11. ♀ No. 12, however, with the beginning of the 3rd month of gestation, became very quiet and almost apathic and its abdomen enlarged enormously (see also Lorenz and Heinemann 1967 for *Callimico goeldii*) (Fig. 1). Yet, as had already been observed during more than 30 other pregnancies, the degree of abdominal enlargement does not allow for definite conclusions as to the stage of pregnancy.



Fig. 1. Pregnant ♀ No. 12; one hour before the onset of the dilatation period

Preparation for birth

According to Naaktgeboren and Slijper (1970), the "preparation period" is characterized by a decrease in the animal's endocrine stability. Restlessness, nest-building behaviour, and the search for an adequate place to give birth are said to be among the detectable behavioural expressions prior to the onset of the first stage of labour. However, we have found that nest-building behaviour does not seem to be an element of

the behavioural repertoire of pregnant *C. jacchus* females. Only one reference to nest-building in *C. jacchus* has been found in the literature (Marik 1931).

♀ No. 11 left the common sleeping box 38 min, ♀ No. 12 1h14 min before the beginning of the dilatation period. None of the other members of their families paid attention to the females; they remained asleep in their boxes. Both females were extraordinarily restless; several times they fed, drank and defecated.

Dilatation period

According to Naaktgeboren and Slijper (1970) this period can be defined as the time span between the onset of the first stage of labour and the beginning of the expulsive pains. Yet, as we have already stated with other deliveries we observed, the beginning and the end of the dilatation period are very difficult to determine. In both females the first clearly detectable signs of the beginning of dilatation were: freezing of locomotion, lifting of the abdomen and of the tail, ruffling of the hair, closing of the eyes, heavy breathing, and adduction of the flanks (Fig. 2). This posture resembles the one the marmosets assume when constipated. We consider its first appearance as marking the beginning of the first stage of labour, as from this time on the labour pains could be detected by the observer.

The end of the dilatation period was marked by increased intensity of labour. Both females assumed a squatting posture (Fig. 3), typical for the pains of the expulsive stage of parturition. On the basis of the definition given above, the dilatation period lasted 37 min in ♀ No. 11 and 91 min in ♀ No. 12. During the whole dilatation period both females were extraordinarily restless. Very frequently they scratched and licked their genital regions. ♀ No. 12 evidenced some vaginal secretion, and towards the end of the dilatation stage she vomited a few times.

In the first third of the dilatation period, ♀ No. 12 experienced ten labour contractions, occurring in almost regular intervals of 3 min. In the second third, we counted two pains, and in the last we noted another ten, also occurring in intervals of about 3 min. The mean duration of the labour contractions was 2 s (range: 1.2—3.4 s). There is no significant difference as to the duration of labour in the first and second half of the dilatation period. With ♀ No. 11 we noted six labour pains which were spread regularly over the whole dilatation period. They lasted for about 2 s (range: 1.5—2.7 s) each.

Expulsive stage

The expulsive stage ranges from the onset of the expulsive pains to the complete expulsion of the fetuses (Naaktgeboren and Slijper 1970). The assuming of a squatting posture when in labour and the uttering of groans have been considered to indicate the beginning expulsion of the fetus(es).

1. *Duration of expulsion; frequency of expulsive pains; presentation and number of offsprings:* ♀ No. 11 gave birth to a single fetus; the expulsive stage lastig for 21 min. We counted nine expulsive pains of 5 s to 8 s duration each. The pains followed one another in almost regular intervals of about 1.3 min. After the fetus' head had been born, only one contraction of the uterus was necessary to expel the rest of the body; the infant was presented in vertex position, occiput posterior.

♀ No. 12 gave birth to triplets. The expulsion of all three fetuses required 46 min. There were 34 expulsive pains (see Table). With the first two infants (I 1, 12), the body (except for the head) was expelled by a single contraction of the uterus; I 1 was presented in vertex position, occiput anterior, and I 2 in vertex position, occiput posteriors. I 3 was born in breech position (Fig. 4); the expulsion of its body (up to

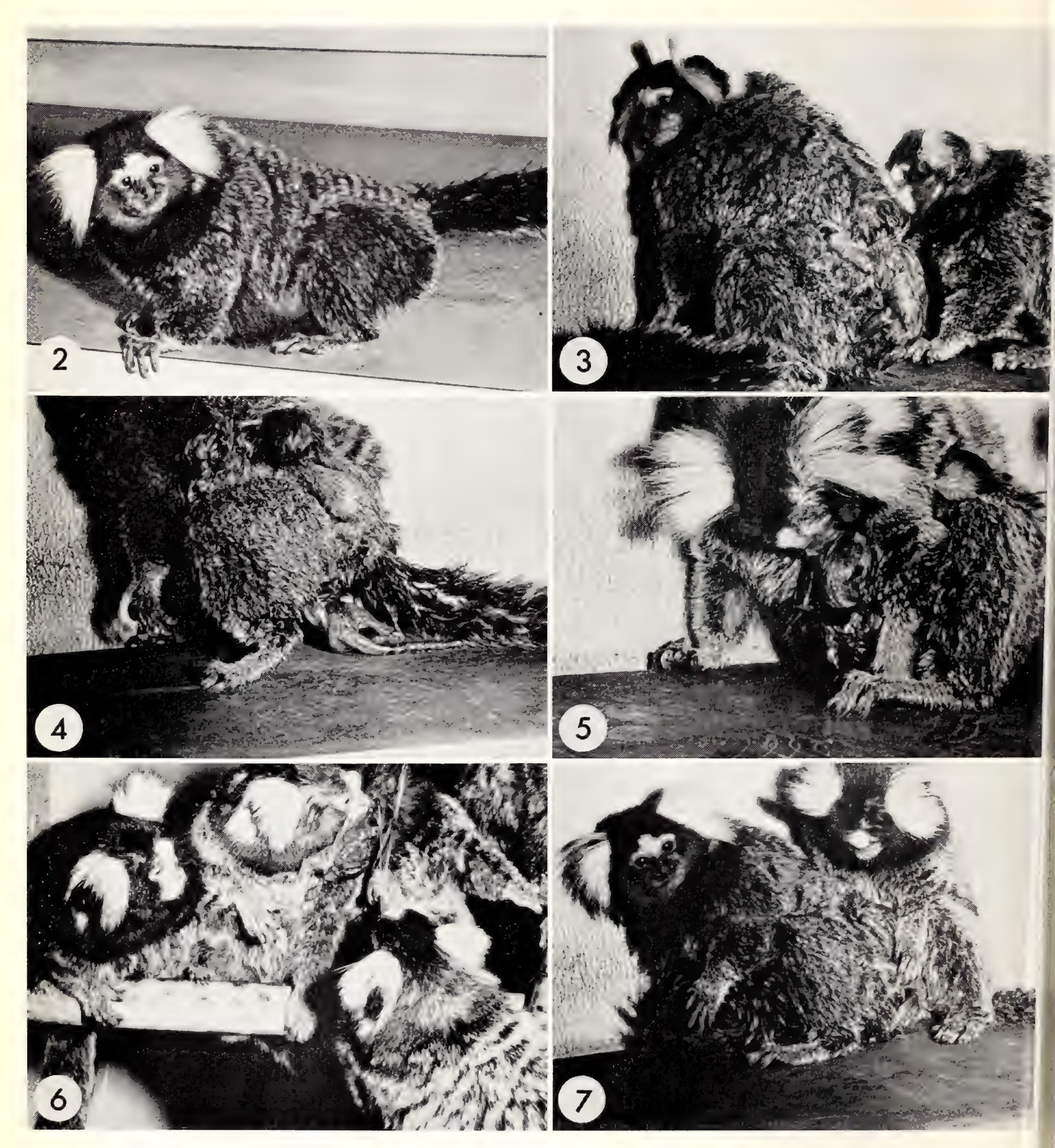


Fig. 2. Pregnant ♀ No. 12; beginning of the dilatation period — *Fig. 3.* ♀ No. 12 labouring in a squatting-posture during the expulsion of I 2; I1 is clinging at the mother's fur; α - ♂ at the right — *Fig. 4.* Expulsion of I 3; breech presentation; I 1 and I 2 are clinging at the mother's fur — *Fig. 5.* Mother (♀ No. 12) licks the head of I 2 immediately after its expulsion; I 1 is clinging at the mother's left nipple — *Fig. 6.* Group members eat the placenta — *Fig. 7.* Father tries to take the first-born infant (I 1)

the shoulders) required five expulsive pains, the infant's head following after another three contractions.

The expulsive pains lasted from 5.5 s to 9.4 s; the interval between pains was about 1.2 min. Vaginal outflow of blood occurred along with the expulsion of the placenta

(♀ No. 11) and shortly after the birth of I 2 (♀ No. 12), respectively. Both females licked their genitalia after each labour.

2. *Behaviour of mother and offspring immediately after birth:* The mothers' care for their infants shortly after birth was confined to frequent licking (Fig. 5). With the exception of I 3 (♀ No. 12), the neonates at one gripped the fur (grasping reflex of their hands and feet) of their mothers (Fig. 3). They reached the nipples unaided after 19 min (singleton of ♀ No. 11), 35 min (I 1 of ♀ No. 12), and after 21 min (I 2 of ♀ No. 12).

Table

Summary of data from two births in *Callithrix jacchus*

(Occ. ant. = occiput anterior; occ. post. = occiput posterior; sacr. post. = sacrum posterior)

	♀ No. 11	♀ No. 12
Foregoing deliveries	10	9
Month of birth	February	February
Hour of withdrawal from group members	01h16	19h03
Onset of dilatation period	02h30	19h41
Duration of dilatation period (min)	37	91
Number of contractions during dilatation period	6	22
Duration of expulsive stage (min) (I1/I2/I3)	21	16/20/10
Number of contractions during expulsive stage (I1/I2/I3)	9	16/8/10
Expulsion interval I1/I2, I2/I3	---	22,1
Number of offsprings	1	3
Presentation of I1	vertex, occ. post.	vertex, occ. ant.
I2	—	vertex, occ. post.
I3	—	breech, sacr. post.?
Duration of placental stage (min)	14	1
Duration of delivery (min)	98	161
Nipple contact after min (I1/I2)	19	35/21
Gestation period (days)	146	?
Interbirth intervall (days)	155	156

The last born fetus was not able to grip its mother's fur. It lay quite motionless between or next to her hindlegs. The infant breathed only sporadically. The mother licked I 3 carelessly and paid no further attention to it. I 3 did not survive.

Very often the mothers licked and scratched their genitalia. Both females ignored the umbilical cord(s) of their infant(s) which remained untouched until the eating of the placenta.

Placental stage; placentophagia

The placental stage is defined as the time which elapses from the complete expulsion of the fetus(es) to the complete expulsion of the placenta (Naaktgeboren and Slijper 1970). With ♀ No. 11, the placental stage lasted 14 min; the placenta was expelled by a single uterus contraction. The female licked its genital region and then started to eat the placenta and the newborn's umbilical cord of which only a short piece remained close to its body. Placentophagia and cleaning the perch from blood lasted 26 min. The infant remained motionless at the mother's right nipple.

With ♀ No. 12, the placental stage lasted less than 1 min; one weak contraction

expelled the placenta. The mother was very exhausted; at first, she paid no attention to the placenta even though she did not allow any other group member to touch or lick it. However, after 4 min one of her eldest daughters managed to seize the placenta and ran away with it so that the umbilical cords tore close to the infants' bodies. I 3 was dragged a short distance along the shelf and then fell to floor; it vocalized faintly, but was not approached by any of the group members. The placenta was eaten quite greedily by some of the eldest sons and daughters (Fig. 6). A few times ♀ No. 12 tried to get a piece of it but did not succeed.

Behaviour of group members during parturition

♀ No. 11 was alone during the whole delivery process. The other group members stayed in their sleeping boxes (about 2.5 m away from the birth place) and did not even react to the relatively loud groans of the labouring female. They did not notice the newborn infant until the morning at 06h00 when we switched on the lights (see also Hopf 1967 for *Saimiri sciureus*).

No attention was paid to ♀ No. 12 by the family until the light in the housing-room was switched on. Four minutes later, the eldest son approached his mother, licked some amnion-fluid from the sitting-board, and tried to sniff and to touch the mother's genital region. Within 2 min the α–♂ (= father) came to ♀ No. 12, sniffed at the amnion fluid at the base of the mother's tail, and at once started to copulate. She threatened and struck at him. The father stayed with No. 12 and later on tried to lick, to touch, and eventually to take the newborn infants (Fig. 7). Gradually, all other members of the family came to their parents and looked at the infant(s) with extreme curiosity (see also Rothe 1973). At first, the mother tried to keep father, sons and daughters away but later allowed them to sniff and touch the infants. Obviously the mother was too exhausted to keep off the family during the delivery process. We did not see any group member assist the mother during parturition (see Langford 1963).

Early postpartum period

♀ No. 12 was rather exhausted after parturition. She rested for another 18 min at the birth place and several times licked and scratched both her genitalia and the babies; only two of her eldest daughters were with her. Afterwards, she climbed to the feeding-board, drank eagerly, and then (22h54) fell asleep on one of the sleeping boxes; at this time she was alone again. The family members had disappeared into the sleeping boxes and continued sleeping after we switched off the lights. At 0h12 ♀ No. 12 awoke suddenly, stretched, and then fell asleep again until we switched on the lights at 06h00. During the whole night the babies rested at the mother's nipples. At 06h37 she tried to get rid of them. In the meantime, all family members had approached the mother and had touched and sniffed at the babies. Of all group members, the father was the least interested (see also Rothe 1973). It was the eldest son who took up the babies at 06h37. He carried them till 07h26. Then the mother took them back. At once they climbed to her nipples.

♀ No. 11 was in fairly good condition after birth. After she had lapped up all the blood from the perch and from her hands, she went to the feeding-board, drank, climbed to a sitting-shelf, and fell asleep (04h33). She awoke at 05h43. At 06h00, the highest ranking male of the group (= father) approached her; after an intense greeting ceremony, he tried to get the baby. At first the mother did not allow him to take the newborn infant but when she made efforts to get rid of it, it was he who got it. As in the other family, all group members showed great curiosity in the babies. In both families no aggressive behaviour towards the infants was observed.

Further development of the newborn *C. jacchus* and child transport by family members will be described elsewhere (Rothe and Drenhaus, in prep.).

Conclusions

The results referred to in this paper allow for a more or less full answer to our introductory questions. However, we have to keep in mind that further observations are necessary for a better understanding and interpretation of the delivery behaviour of the common marmoset.

1. The pregnant females withdraw from their family members about one hour before the onset of the dilatation period. None of the group members follows the female, nor do they — as long as the housing room is kept dark — pay any attention to it. Even vocalization of the labouring female and the smell of amnion fluid do not provoke the approach of any member of the family. The females gave birth to their offspring without any help from their group members, and they did not return into the common sleeping box after parturition. In our previous paper we have interpreted this behaviour, in accordance with Bowden et al. (1967) *(S. sciureus),* as a protective reaction of the female against obtrusive group members who could endanger the mother and the neonates (consider for example the tearing of the umbilical cords by other animals when grasping the placenta). Our present data strongly suggest that the presence of other family members seems to be caused by an inadequate observation method (by full light).

2. Again it was difficult to determine the beginning and the end of the dilatation period. But the postures described above ("defecation" — and squatting-posture) of the females seem to us to be rather good criteria for the establishment of the dilatation period. However, further observations will have to prove or disprove this assumption.

3. The mother does not pay attention to the umbilical cord before the expulsion, viz. eating of the placenta. With undisturbed parturition (e. g. no observation by turned on lights) the mother is considered to always eat the placenta by herself.

4. Group members show great curiosity in the babies, on noticing them for the first time.

5. Again it became obvious that the mother's care for her young is limited to licking; she offers no help during the infant's way to her nipples shortly after expulsion. Therefore, weakly born infants do not have a fair chance to survive.

Summary

One single and one triple birth by two pluriparous *Callithrix jacchus* females living in family groups are described. Both deliveries took place at night between 19h00 and 22h30 and 01h00 and 04h00 respectively. The housing rooms were kept dark until the end of the parturition in the first case, and, in the second, until the beginning of the expulsion period. About one hour before the onset of the dilatation period, the pregnant females left the common sleeping box unnoticed by their group members. One female was alone during the whole delivery; her group members did not notice the baby before the morning (06h00). With the other delivery, the family members approached the mother after we had switched on the lights at the beginning of the expulsion period. They showed great interest in the babies but did not actually interfere with the delivery. Three infants were presented in vertex position, two of them in occiput posterior, one in occiput anterior. The last-born triplet was presented in breech position. The mother and other group members did not show much concern with the weakest born baby. With exception of this one presented in breech position, all other babies grasped the mother's fur immediately after their expulsion and reached the nipples without help. One female ate the placenta including the umbilical cord herself, the second at first paid no attention to the placenta which was then seized and eaten by other family members.

Zusammenfassung

Weitere Beobachtungen zum Geburtsverhalten des Weißbüscheläffchens (Callithrix jacchus)

Eine Einlings- und eine Drillingsgeburt zweier im Familienverband lebender pluriparer *Callithrix jacchus* ♀♀ werden beschrieben. Beide Geburten fanden während der Nacht zwischen 19h00 und 22h30 bzw. zwischen 01h00 und 04h00 statt. Solange die Beobachtungsräume nicht beleuchtet waren, wurde das gebärende ♀ bzw. die Neugeborenen von den übrigen Gruppenmitgliedern nicht bemerkt. Ungefähr eine Stunde vor dem Beginn der Eröffnungsphase sonderten sich die beiden ♀♀ von der Gruppe ab. Sie verließen den Schlafkasten, ohne von anderen Gruppenmitgliedern bemerkt zu werden. Ein ♀ war während der gesamten Geburt allein. Die Gruppe bemerkte das Neugeborene erst am Morgen. Dem anderen ♀ näherten sich die Familienmitglieder erst, nachdem wir die Raumbeleuchtung eingeschaltet hatten. Sie zeigten sich an den Neugeborenen interessiert, halfen aber bei der Geburt nicht mit. Drei Jungtiere wurden in Scheitellage, zwei von ihnen in occiput posterior, eines in occiput anterior geboren. Der letztgeborene Drilling war eine Steißgeburt. Die Mutter und die übrigen Familienmitglieder kümmerten sich nicht um ihn. Bis auf den letztgeborenen Drilling klammerten sich alle Neonaten sofort nach ihrer Austreibung am Fell der Mutter fest und krabbelten selbständig zu deren Zitzen. Ein ♀ fraß die Plazenta einschließlich des Nabelstranges selbst auf. Dem anderen ♀ wurde die Nachgeburt von Gruppenmitgliedern entrissen und verzehrt.

References

Bowden, D.; Winter, P.; Ploog, D. (1967): Pregnancy and delivery behavior in the Squirrel monkey and other primates. Folia primat. **5**, 1—42.

Hopf S. (1967): Notes on pregnancy, delivery, and infant survival in captive squirrel monkeys. Primates 8, 323—332.

Langford, J.B. (1963): Breeding behavior of *Hapale jacchus* (Common marmoset). South Afr. J. Sci. **59**, 299—300.

Marik, M. (1931): Beobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie der Uistiti (*Callithrix jacchus* L.). Zool. Garten (N. F.) **4**, 347—349.

Naaktgeboren, C.; Slijper, E. J. (1970): Biologie der Geburt. Eine Einführung in die vergleichende Geburtskunde. Hamburg und Berlin: Parey.

Rothe, H. (1973): Beobachtungen zur Geburt beim Weißbüscheläffchen *(Callithrix jacchus* Erxleben, 1777) Fol. primat. **19**, 257—285.

— Some aspects of sexuality and reproduction in groups of captive marmosets *(Callithrix jacchus* Erxleben, 1777). J. Hum. Evol., in press.

Rothe, H.; Drenhaus, U.: Child transport in groups of captive marmosets: a statistical analysis. (In prep.).

Author's address: Dr. Hartmut Rothe, Lehrstuhl für Anthropologie der Universität Göttingen, D–34 Göttingen, Büsgenweg 3

The anatomy of the eye of the Ganges River Dolphin *Platanista gangetica* (Roxburgh, 1801)

By A. D. G. Dral and L. Beumer

Netherlands Institute for Sea Research, Texel, and Ophthalmological Laboratory, Leiden

Receipt of Ms. 21. 6. 1973

Introduction

In the scientific and popular literature about vision or about cetaceans, the "blind" River Dolphin is a favourite subject, being frequently mentioned as the only known aquatic mammal with degenerate eyes. In contrast with this popularity, descriptions of the anatomy of the eyes (or their rudiments) are extremely scarse. Apart from Pliny the Elder, who – according to Herald and co-workers (1969) – had already written about the species, the first description was offered by Roxburgh in 1801 in a publication which is difficult nowadays to obtain (Pilleri 1971). As cited by Eschricht (1851), Roxburgh limited his remarks on the visual organ to one sentence: "Eyes exceedingly minute, being only a line in diameter and sunk pretty deep in their small round orbits". Cuvier (1836) gave much the same comment, with the sole addition that the eye colour is black. The note made by the Danish zoologist Reinhardt at the examination of a fresh animal in Calcutta during the Galathea-expedition in 1845, which is reported by Eschricht (1851), gives no more information: „Öiet var overordentlig lille; dets diameter kun 1½'''.". The skeleton of this same animal was examined by Eschricht, who concluded from the rudimentary character of the optic foramen that the dolphin must be blind.

A great contribution to the knowledge of the *Platanista* eye was produced by Anderson (1878), whose report remained the only more detailed one for nearly a century. The author summarizes (p. 470): ". . . the rudimentary nature of the eye – rudimentary in the absence of a crystalline lens; . . .; the glandular and tactile character of the conjunctival investment of the cornea; and the very feeble optic nerve; all lead to the conclusion that this mammalian eye can be of little more use than as a feeble receiver of impressions of light.". Though with hesitation, he does not exclude the existance of visual power of some kind in this species.

In a paper on the central nervous system of whales by Pilleri and Gihr (1969), a few data are given on the dimensions of the eye bulbus and the optic nerve of *Platanista*. In the study of *Platanista*, made by Herald c. s. (1969), the eye was not the main subject; nevertheless, their brief anatomical description contains substantially new information with regard to the retina, on which they base their opinion that some vision, useful to the animal in some way, is not beyond the possibility of the visual organ.

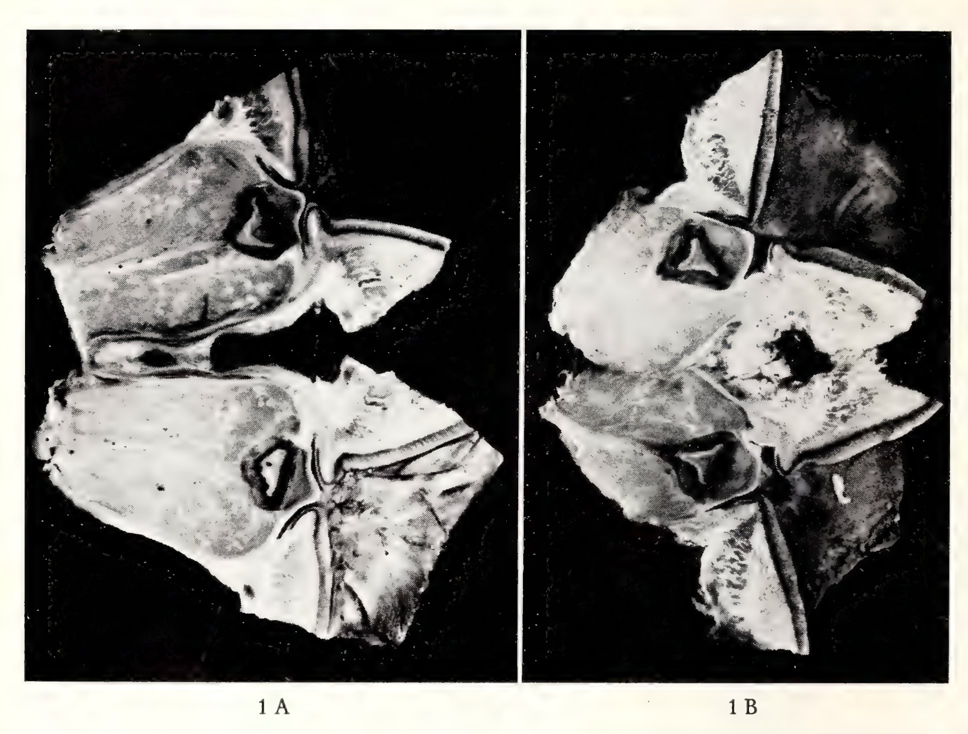
The total available information on the subject, gained in nearly two centuries, has been summarized in the above few paragraphs. That the information is far from complete may be illustrated by the fact that, based on the anatomy, both Anderson and Herald c. s. considered some visual power possible in *Platanista*, while neither observed any behaviour in favour of vision in living animals. It seems that additional information about the eyes and vision in this remarkable mammal is greatly needed.

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 143—167
© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Material and methods

By courtesy of Prof. M. Nishiwaki, University of Tokyo, Japan, we received the eyes of a female *Platanista gangetica,* registered under nr. 16 in the University's collection. The animal, measuring 120.5 cm in body length, had been captured north of Tistamukh Ghat of Kola River, Bangla Desh, and transported alive to Japan. It was a juvenile specimen, the age of which was estimated to be between one and two years old.

After the animal died in april 1970 the eyes, together with the lids and surrounding tissues were taken out and preserved in Zenker's fluid. We received the material, accurately bisected axially, in the preserving fluid (Fig. 1).



1 A 1 B

Fig. 1. Platanista gangetica. The bisected eyes before embedding

By putting the adjacent halves together, we could observe the shape of the lid-opening and compare it with that given by Anderson (1878) in his figure 17A (p. 468). It appeared that one of the eyes had been bisected in a horizontal plane (i. e. parallel to the body axis) and the other one in a vertical plane. In the latter, the eccentric position of the pupil and the optic nerve enabled us to decide on the dorsal and ventral sides. In subsequent microscopic examination this decision was confirmed by the distribution of the pigment in the retinal epithelium. If the lid-opening of *Platanista,* however small this may be, bears any resemblance with that of other odontocete species, the vertically bisected eye must have been the right one; the conclusion remains doubtful, however. We found no clues in the horizontally cut eye to allow determination of the nasal or temporal sides.

After the normal procedure to remove precipitates of preservative the eyes were embedded in nitrocellulose, following the technique described by Beumer (1963). Sections of ca. 20 microns were cut and stained with H. E., P. A. S. and Azan.

In addition to those of *Platanista* we made similar observations on eyes of other odontocete species and in our opinion the eye of *Tursiops truncatus* makes a suitable standard for comparison. The results have been published for only a small part until now (Dral 1972), but anticipating further publication we have compared in a few instances the eye of *Platanista* with that of *Tursiops* in this paper.

Gross anatomy of the eye and its adnexa

It is clear, even from the relatively small pieces of tissue which we had at hand, that the eyes were situated very deeply in the head of the animal. The surrounding skin formed a cone with an apex angle of about 90° (Fig. 1, 2); no separate lower and upper eyelids were definable. The lid-opening of the horizontally cut eye had a nearly regular oval outline, but in the other eye it was egg-shaped. The dimensions were respectively 1.7×0.9 and 1.45×0.9 mm, the longer axis lying horizontally. The dimensions of the opening can doubtless be changed by the strong sphincter, surrounding it (Fig. 2, sm), and by a less powerful muscle having a hollow, cylindrical shape (Fig. 2, cm), which stretched from the sphincter in a posterior direction. The cylindrical muscle has been cut at the posterior side in our preparations; according to HERALD c. s. (1969) it had been attached to the orbit. Between the muscle and the eye bulbus, and with branches into the eyelids in places, was a ring-shaped gland (Fig. 2, gl), which apparently emptied its secretion by a number of tubes into the spacious conjunctival sac. The space in the muscular cylinder was filled with adipose tissue, which embedded the posterior side of the eye bulbus.

The size of the eye bulbus could not be estimated accurately in our material; however, its external diameter in horizontal as well as vertical direction would be approximately between 4.0 and 4.5 mm. PILLERI and GIHR (1969) mention data of 4.2 and 5.0 mm for the horizontal and vertical diameter respectively. That the latter dimension is the larger one contrasts markedly with the relationship usually found in

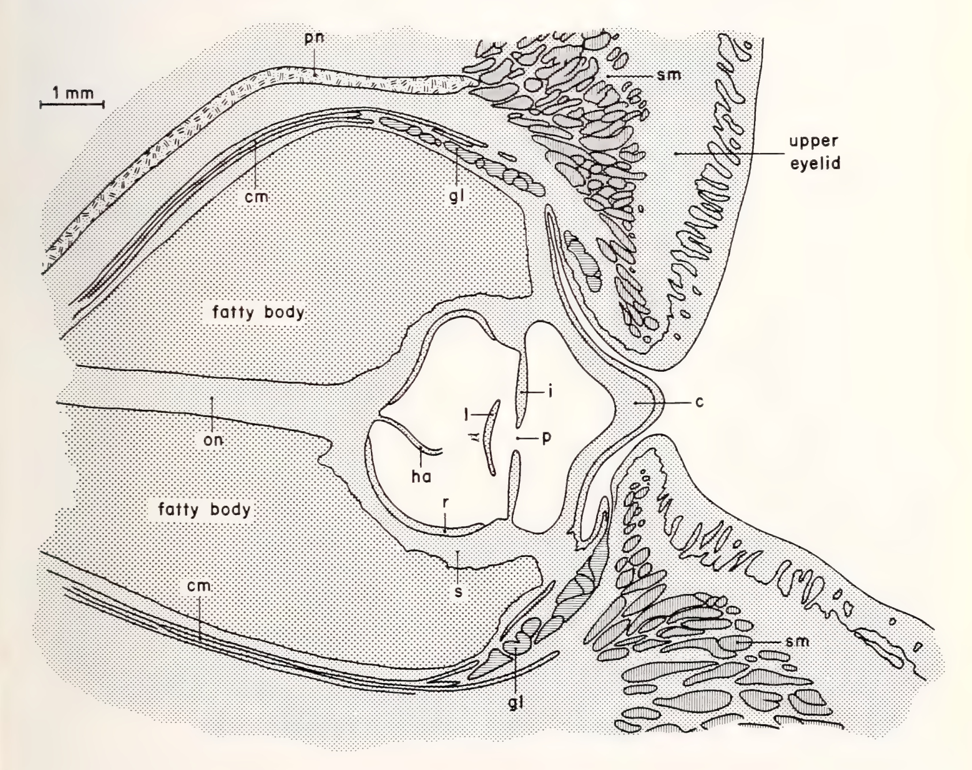


Fig. 2. P. gangetica. Schematic vertical cross section through the eye. pn = peripheral nerve; sm = sphincter muscle; cm = cylindrical muscle; gl = Harder's gland; on = optic nerve; ha = hyaloid artery; l = lens; i = iris; p = pupil; c = cornea; r = retina; s = sclera

odontocetes (PÜTTER 1903; ROCHON-DUVIGNEAUD 1943; a. o.). Even more unusual is the fact that the axial diameter of the *Platanista* eye, being about 5.5 mm according to our measurements, was the largest of the three — at least certainly not smaller than the other two. This was due to the strong forward curvature of the cornea (Fig 2, c), which produced an exceptionally wide anterior eye-chamber.

Perhaps we were dealing with an artifact, caused by strong contraction of the sphincter in the eye-lids and the cornea ought to have been flat, in accordance with the description by HERALD c. s. (1969). In that case, however, one should have expected the iris to be distorted in our preparations also but this expectation was not fulfilled.

The eyelids covered the cornea for a substantial area, especially on the dorsal side. As was the case with the bulbus, the diameter of the cornea could only be measured approximately; along a straight line from limbus to limbus it was approximately 3.5 mm. The cornea was thicker at the apex than at the periphery, unlike the relationship in other odontocetes, where as a rule the opposite is the case. Also remarkable was the thickness of the bulbar part of the conjunctiva, and the free course it took after leaving the limbus.

The sclera was thin and there were no extra-ocular muscles attached to it. The "eyeshine", which is usually seen in cetacean eyes — including in preserved material — and which indicates the presence of a tapetum lucidum, was absent in *Platanista.* The choroidea was inconspicuous because it was poorly provided with pigment. The anterior surface of the iris was shiny and flat, the posterior side being clearly ribbed by the processi ciliares. The colour was dark brown; nevertheless the pigmentation was not very dense and light was not entirely prevented from passing through the iridial tissues (Fig. 3). The pupillary aperture was less than half a mm in diameter. In vertical section it was situated somewhat ventrally from the centre, which suggested the existence of an operculum.

The optic nerve, in its silvery, shining sheath, left the bulbus somewhat dorsally of the posterior pole and took a slightly waving course through the fatty body. Including its sheath the diameter was 0.7—0.8 mm.

Microscopic anatomy

1. Adnexa

Eyelids

The skin of the exposed side of the eyelids was covered by an epithelium with a minimum thickness of 200—250 microns. If measured including the papillae, however, it was up to 1000 microns. Towards the lid-opening the depth of the papillae decreased. The most superficial layer of about 30 microns thick contained no nuclei and was cornified. A layer of fusiform cells of about equal thickness, adjacent to it, showed a tendency to stain differently from the deeper cell layers, which morphologically formed a gradual transition to the highly cylindrical basal cells. The longer axes of

Fig. 3 — Fig. 6 See opposite page

Fig. 3 (above left). P. gangetica. Photomicrograph of the iris with transmitted light. Toto, unstained — *Fig. 4 (above right). P. gangetica.* The epithelium of the palpebral conjunctiva. In the epidermis a nerve glomerulus. H. E. stained — *Fig. 5 (below left). P. gangetica.* A few bundles of the sphincter of the eyelids (A) and a part of a peripheral nerve (B.) Van Gieson stained — *Fig. 6 (below right). P. gangetica.* Cylindrically shaped muscle near the posterior border of Harder's gland, where cross striated and smooth muscle fibres appear together. Azan stained


A
A
B

the basal cells were directed to the outer surface of the skin, which made them lie at acute angles to the papillary borders. In the papillae the flatter cell layers were stratified perpendicular to the outer surface of the skin, passing arcuate round the interpapillary ridges and thus merging with the stratification parallel to the skin surface predominant in these regions.

The nuclei of the basal cells were almost circular with a diameter of 7–10 microns; more superficially they took on an oval shape. All nuclei carried distinct nucleoli and many had a cap of pigment granules on the outward side. As the nuclei were most closely packed at the deepest parts of the papillae, most pigment was found in these regions.

A basement membrane, if present at all, was indistinct.

Many nerve glomeruli were present in the papillary layer of the epidermis and especially in the epidermal ridges at the outer side of the eyelids; such nerve endings were present also in the derma of the palpebral conjunctiva, though perhaps less abundant (Fig. 4).

The subcutaneous layers of resp. the outer skin and the conjunctival derma were united to a continuous body of connective tissue, provided with many capillaries and incorporating the orbicular muscle. There was, contrary to the condition found by ANDERSON, no fatty tissue in the eyelids.

Conjunctiva

The epithelium of the outer skin of the eyelids continued around the margin of the lid-opening as the conjunctival epithelium. Along this course there was a gradual but rapid morphological transition. The papillae became shallower and the cornified layer disappeared. For both reasons the total thickness of the epithelium decreased. In the first part there were only a few layers of cuboidal basal cells, covered by several layers of squamous cells, the most superficial one being thinnest. Unlike the skin, pigment was restricted to the basal cell layers, which were richly provided with brownish granules. Near the fornix the basal cells suddenly became highly columnar, the superficial layers less squamous and even cuboidal here and there. The thickness of the epithelium remained unaltered, as the number of cell layers decreased to some 4 or 5 in this region. Between these cells several unicellular mucous glands could be observed. Pigment granules were present all over in this region, the higher concentrations being near the free surface, where dense clusters could be found. Scattered melanocytes occurred in the subepithelial dermis here.

On the bulbar conjunctiva, between fornix and limbus, the epithelium reached its minimum thickness (not including the few and small papillae) of about 50 microns. The basal cells were cubiod or shallowly cylindric and covered by a number of layers of flattened cells. Only the most superficial layer was squamous; there was no cornification.

The stroma of the conjunctiva was a continuation of the connective tissue of the eyelids and continued into the cornea, the sclera, and into the other adjacent tissues.

Even more so than in other parts, the stroma of the bulbar conjunctiva was richly provided with blood capillaries. It is a remarkable feature that this part did not overly the eye bulbus; instead it formed the anterior border of the fatty body around the bulbus. On the other hand, cne might consider the fatty body as a part of the sclera, which would normalize the position of the bulbar conjunctiva, but would provide *Platanista* with a sclera of unique composition.

Musculature

The powerful sphincter, present in the eyelids, consisted of a great number of bundles of cross-striated fibres (Fig. 5, A), embedded in connective tissue. The inner border of the muscular ring, formed by bundles of a smaller diameter, lay closely under the epithelium of the rim of the eyelids (Fig. 2), the outer border of the muscle being lacking in our preparations.

The cylindrically shaped muscle, surrounding the fatty body and isolated from this by a layer of connective tissue, was comprised of several layers of striated muscle tissue, alternating with layers of collagenous tissue. The muscular fibre bundles were orientated mainly antero-posteriorly, but a minority followed a slightly oblique course. On meeting the posterior side of Harder's gland the muscle split, sending a few fine branches along the inner side of the gland and a greater number along the outer side (Fig. 7). The latter, diminishing rapidly in size, could be traced up to very near the sphincter muscle. Meanwhile a transition from striated to smooth muscle tissue had taken place. In part, this happened shortly posteriorly to the point of splitting, in which region the cross striation disappeared in a number of fibres, giving the tissue the appearance of smooth muscle tissue. The branches at the inner side of the gland were entirely built up of smooth muscle cells, at the outer side of the gland, however, a mixture of striated and smooth cells remained visible (Fig. 6); more anteriorly the muscle continued in small bundles of smooth cells only. Its position as well as its dual structure suggests that the cylindrical muscle represented the levator muscle of the palpebrae, in which case its smooth part represented Müller's muscle. The latter, at least in human eyelids, is a (smooth) muscle connecting the (striated) levator muscle to the tarsal plate.

Nerves

The — presumably tactile — nervous elements, present in the skin and conjunctiva, have already been mentioned above. Several relatively coarse peripheral nerves could be found in the connective tissue surrounding the cylindrical muscle. At least one of them found connection with the palpebral sphincter (Fig. 5 and 7) at a place somewhat dorsally to lateral. It had a diameter of ca. 100 microns and contained many myelinated fascicles of 5—15 microns thick.

Harder's gland

At the position described before (Fig. 2, gl) there was a ring-shaped acino-tubular gland. In order to conform with the relevant literature, we prefer to identify it as Harder's gland, though neither its position, nor its structure justifies this choice.

The gland was made up of a great number of lobules of very varying sizes (Fig. 7). The glandular cells were columnar to cuboidal, with the nuclei situated basally. The basal plasma reacted basophilic, but apically it stained less densily. Several ducts connected the gland with the conjunctival sac, some being at the fornix, others more at the palpebral side. The ducts had a cuboidal epithelium, becoming squamous near the end in continuation with the conjunctival epithelium.

Fatty body

The fatty body consisted of the normal adipose tissue and shows in our sections the common "ring cells". Its collagenous fibres were continuous with those of the connective tissues which surrounded or were enclosed by it.

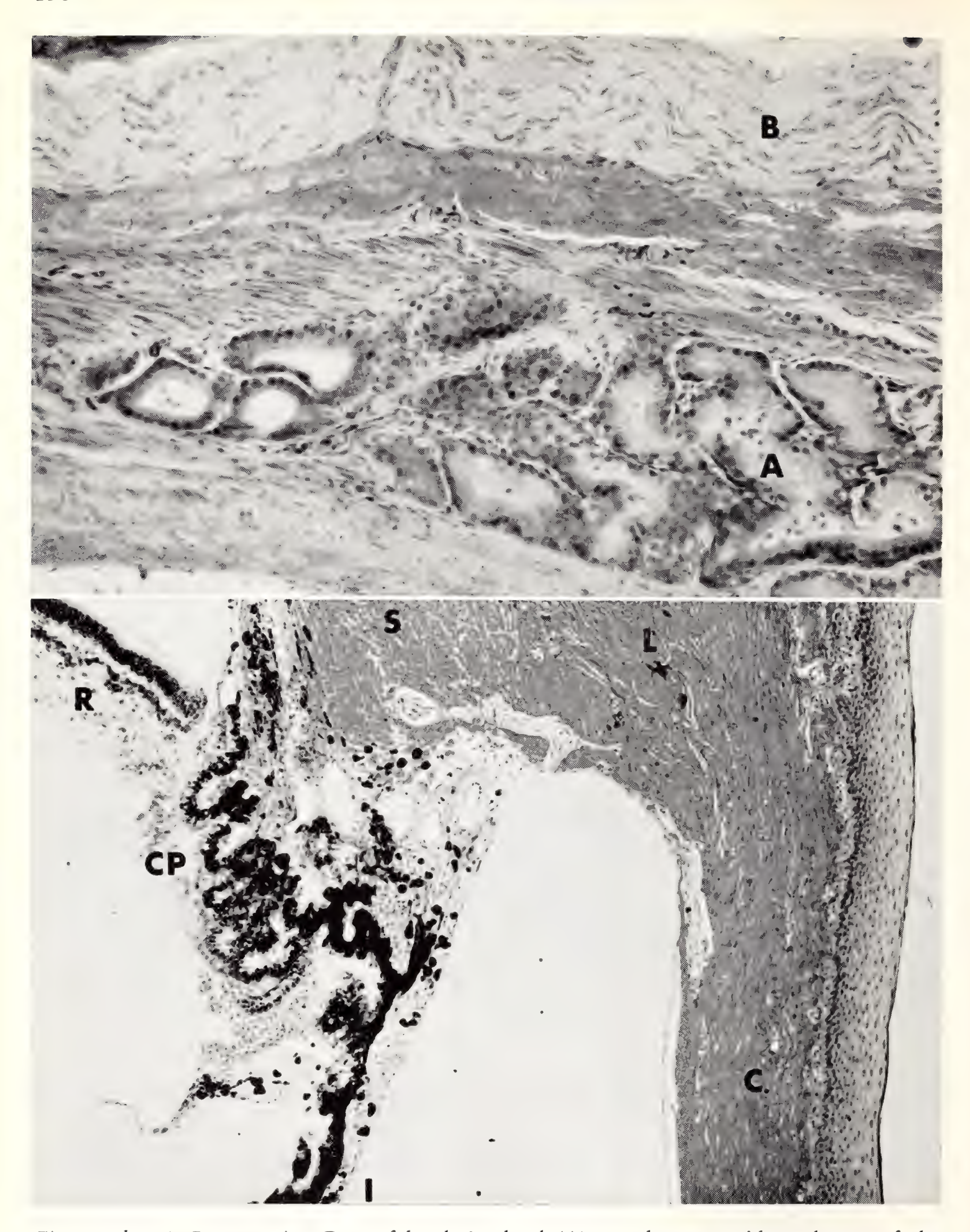


Fig. 7 (above). P. gangetica. Part of harder's gland (A), on the outer side and part of the inner side lined by muscular tissue, and the peripheral nerve (B) connected with the palpebral sphincter. H. E. stained — *Fig. 8 (below). P. gangetica.* Dorsal side of the iris angle. Azan stained. C = cornea; L = limbus; S = sclera; R = retina; CP = ciliary processes; I = iris

2. The optic vesicle

Cornea

The corneal epithelium had a thickness of about 125 microns at the apex, gradually decreasing to some 80 microns peripherally. Structurely it resembled the conjunctival

epithelium, including the indistinctness of a basal membrane. Though there were no true papillae, the epithelial basis was not as straight as we had observed in the cornea of other species of cetacea. It followed a wavy course, disrupted now and again by epithelial cysts, which may have been scars of former superficial injuries (BEUMER c. s. 1972). Anteriorly there were only one or two layers of squamous cells. There was definitely no cornification. Slight indications of cornification (Fig. 8) were interpreted by us as artifacts, caused by maceration.

Bowman's membrane was absent, unless it was represented by a very narrow band, adjacent to the epithelial basis, which in some cases stained somewhat less intensively than the rest of the corneal stroma.

The stroma centrally measured about 350 microns, down to about 240 microns peripherally. This connective tissue was rich in cells; many nuclei had nucleoli. The lamellar construction of the stroma could be recognized, though the alternating organization of the fibrils is not nearly as regular in this eye as is the rule in most mammals and as we have encountered in *Tursiops truncatus*.

Blood capillaries were present throughout the corneal stroma, an exceptional feature in the healthy mammalian eye. As we did not see any additional indication that our material was anomalous, we were inclined to believe that the presence of capillaries in the cornea is normal in *Platanista*.

A very thin membrane of Descement could be discerned after P.A.S.-staining. The endothelium was well developed. It covered the posterior surface of the cornea apparently without gaps and continued over the filtration angle and the anterior surface of the iris.

Limbus

The limbus is a definite transitional zone between cornea and sclera in other odontocete species, but was rather undefined in *Platanista*. This was mainly due to the fact that the fibrils in this region, as well as in the regions on either side of it, were much less regularly orientated as is the case in the other species. In the limbus of *Platanista* the collagenous fibres coursed in all directions, without pattern, except for a bundle of circularly disposed fibres at the scleral side. In this region some chromatophores were present, but few in number again in comparison with other species (Fig. 8).

The limbal epithelium thickened gradually towards the cornea, being continuous with the corneal and the conjunctival epithelium on either side.

The presence of many capillaries in the bulbar conjunctiva as well as in the corneal stroma was due to the fact that the superficial marginal plexus occupied an area with no apparent boundaries. This plexus, however, could be recognized in individual sections in a series by the slightly coarser appearance of its vessels and by the fact that these vessels were connected with the filtration angle.

Sclera

Though, as said above, the fatty body may also be part of the sclera, only the collagenous part is described here. The thickness of this part was about 150—200 microns and did not show the increase in thickness towards the posterior pole which is commonly met with in cetacean eyes. The collagen fibres were wavy and arranged in layers in which the fibres ran roughly in two directions: antero-posteriorly and circularly. The antero-posterior direction was mainly followed by fibres at the inner side of the scleral cup; circularly running fibres were mainly concentrated in the outer layers. Radially running fibres, as described by PILLERI c. s. (1964) in *Balaenoptera*

and as observed by us in *Tursiops*, were not present in *Platanista*.

Melanophores were scattered throughout the scleral tissue, nowhere very numerous, but in greater numbers near the choroid, around the few bloodvessels and near the optic nerve sheath.

Loose episcleral tissue was lacking; the scleral fibres were directly continuous with those of the surrounding adipose tissue.

Choroidea

Though the total thickness of the choroidea nearly equalled that of the sclera, it was poorly developed in comparison with that of *Tursiops*. When compared with the (much bigger) human eye, however, the thickness and vascularisation of the vascular layer of the *Platanista* eye was not inferior. Scattered throughout the choroid were a few melanophores, which, in turn, carried a few pigment granules.

Supra-choroidal lamellae were present in small numbers at some places. More often the scleral tissue changed abruptly into loose connective tissue, filling the spaces in the vascular layer. The latter consisted of rather coarse vessels, compressed parallel to the retinal plane and arranged in one or, more rarely, two layers. The loose connective fibres between the vessels were redistributed into poorly oriented lamellae at the retinal side of the vascular layer to form a thin (max. 45 microns) and poorly organized tapetum. This tissue was perforated at intervals by capillaries, supplying a well developed chorio-capillaris.

It is perhaps unlikely that Bruch's membrane was absent, but we could find no trace of it.

Ciliary body

The differentiation of the ciliary body from the choroid could be considered to start at a short distance posteriorly of the ora serrata. From here the choroidal vessels became progressively wider (Fig. 8 and 9), while the supra-choroidal lamellae, as far as they were present, became lost by continuing in the abundance of connective fibres between the vessels. Anteriorly the ciliary body merged into the tissues of the iris and filtration angle. The whole structure stood out as a protrusion of the sclera, characterized by the more numerous and much more densely pigmented melanophores than were present in the adjacent tissues.

Immediately adjacent to the ora serrata the body carried ciliary processes, which were hardly less developed than in the much larger eye of *Tursiops*. As usual, these processes were covered by the two cell layers of the ciliary portion of the retina. They were of the primitive, rugose and puffy type and continued on the posterior side of the dorsal iris segment, where they were much more slender (Fig. 13).

Iris

The iris was thin, with a minimal cross section at the root of the ventral and lateral quadrants of 50 microns and 60 microns dorsally. The maximum thickness amounted to 100 microns ventrally and 125 microns dorsally. These maximum sizes were due to the presence of the smooth muscular system, especially the sphincter, which, regarding the dimensions of the iris, could be considered to be reasonably well developed (Fig. 10 and 12). A dilator was also present, but without depigmentation its extension remains obscure. The strictly radial direction in which the inner cells of the iridial portion of the retina were orientated, makes us suppose that the dilator stretched from near the pupillary margin to not far from the root of the iris (Fig. 9), dorsally

Fig. 9. P. gangetica. Ventral side of the iris angle. P.A.S. stained



Fig. 10. P. gangetica. Central part of the iris and the lens from the horizontal section sketched in Fig. 11 a. H. E. stained

even further (Fig. 8). This cell layer contained much pigment; the adjacent cell layer, covering the iris posteriorly, was free of pigment or, in the dorsal quadrant, nearly so.

Anteriorly the iris was covered by an endothelium, seemingly an uninterrupted continuation of the corneal endothelium. The stroma contained occasionally some melanocytes, most of them being fully contracted and a few branched. These cells were much less abundant than is the case in the *Tursiops* iris; moreover in *Platanista*

the individual cells were less densily pigmented. Embedded in the loosely woven stromal tissue were relatively few and small sized blood vessels. These did not "bridge" freely in the anterior chamber as has been described in a number of species (Rochon-Duvigneaud 1940) and as is the case in *Tursiops*. In *Platanista* the anterior surface of the iris was perfectly flat. Because the stromal vessels were present up to immediately against the endothelium, a vessel-free anterior sheet was lacking.

Filtration angle

In contrast with other cetacean species the angle of the anterior eye chamber had the shape of a wide bay (Fig. 8). At the posterior side a coarse spongium iridocornealis was present. The overlying endothelium showed perforations in this region. We are not sure, however, whether these were artifacts or not. The spongium consisted of coarse, circularly directed collagen fibres, the spaces between being frequently traversed by a reticulum of finer fibrils. At places, especially at the lateral quadrants, the trabecular system was hardly differentiated. In the ventral (Fig. 9), and even more so in the dorsal quadrants (Fig. 8), the spaces were very wide and conspicuous. If the endothelium was indeed perforated, these spaces were continuous with the anterior eye chamber on one side; at the other side they were connected with small vessels, which in serial sections could be followed to the superficial marginal plexus. Coarser vessels running in the vicinity of the spongium belonged to the vascular portion of the ciliary body and were continuous with the choroid.

Peripheral nerves could be observed in and around the trabecular system, extending in the limbus and periphery of the cornea (Fig. 8). At these places we never found any nervous tissue in *Tursiops*. It was especially abundant in the dorsal part, much less ventrally and absent in the lateral quadrants. The position of these nerves in or near the spongium irido-cornealis was reminiscent of the sensory corpuscles, described by Rochon-Duvigneaud (1940) and Pilleri c.s. (1964). Structurely, however, there was no resemblance to these corpuscles.

Fig. 11. P. gangetica. Sketches of a horizontal (a) and a vertical (b) section of the iris and lens. The horizontal section passed somewhat dorsally of the eye-axis, the vertical section is close to axial.

Lens

The lens, hitherto considered to be absent in this species, had only a few characteristics in common with the mammalian type, and even less with the typical cetacean eye lens. Its form resembled that of a watch-glass with a central thickening, the concave side being towards the iris (Fig. 11). The iris should perhaps be flat in the horizontal section represented by Fig. 11a. Its curvature is probably a result of preparatory technique. The lens should also be less curved and its shape more in correspondance with that in Fig. 11b. Doubtless there are some dislocations, due to

preparatory technique, in the vertical section (Fig. 11b). The lens was perhaps displaced in a vertical direction or, even more probably, the dorsal part of the iris and connected tissues were displaced dorsally. Nevertheless a view on both sections gives an idea about the shape and interrelationships of the structures in this region of the eye.

The lens had a diameter of 1.5 mm; the maximal axial size being about 140 microns.

Unlike the situation in mammalian eyes, the capsule was not the outer-limiting structure of the lens. On its anterior side the capsule was covered by a layer of very flat cells (Fig. 10, 13, 15 and 16), carrying fine capillaries at a few places (Fig. 15



Fig. 12 (above). P. gangetica. Vertical section, showing the dorsal part of the iris with sphincter and the rim of the lens with a cellular extension in connection with a zonular fibre. A similar cellular structure is seen between iris and ciliary processes. H. E. stained. — *Fig. 13 (below). P. gangetica.* Vertical section, showing the dorsal part of the iris and bicellular extensions from the ciliary processes and from the lens equator. Azan stained

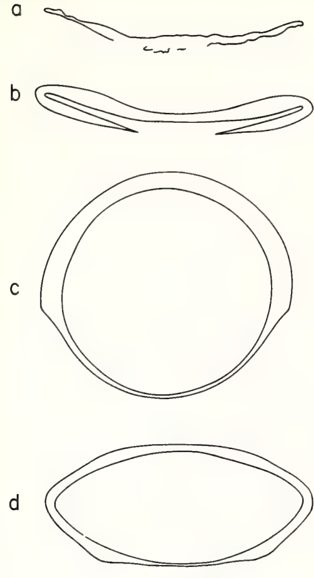


Fig. 14. Comparison of the lens capsules of different species. a: capsulum of *Platanista* as present in the vertically sectioned eye; b: the same, schematic and in thickness 5 times oversized; c: capsulum of *Tursiops*, schematic and in thickness 10 times oversized; d: capsulum of *Homo*, schematic and in thickness 20 times oversized (after DUKE-ELDER, modified)

and 16). Though our material was too limited to be conclusive, this cell layer seemed to be continuous all over the anterior lens surface (Fig. 13). This latter fact was true at least for the dorsal side of the lens; with respect to the ventral and lateral sides, however, we are less certain. It was also only on the dorsal side that the anterior and posterior layers formed a bicellular extension, which in certain cases (Fig. 12) could be seen to be continuous with zonula fibres. On the other hand, however, similar bicellular structures were present in the neighbourhood of (Fig. 12) or connected with (Fig. 13) the ciliary processes and it is by no means impossible that the lens and the ciliary processes were directly interconnected by these cellular structures. The fact that chromatophores could occur in the lenticular extension (Fig. 13) makes this suggestion the more plausible. Unfortunately the section which would have shown conclusively the connecting part of both bicellular structures in Fig. 13 was lacking in our collection. Doubtless the situation was complex generally, but more material should be available to gain a clear picture.

In the central parts of the posterior lens surface the capsule — as far as present — was also covered by cellular tissue (Fig. 15). This however had the character of connective tissue and was interpreted as part of the hyaloid artery.

The capsule could be recognized by its structure – or rather lack of structure – and its staining reactions. It was continuous over the anterior lens surface and around its equator, tapering off on the posterior side and becoming indistinct in the posterior central area (Fig. 14a). In this area, some chaotic fragments of the capsule were present in the lens of the vertically sektioned eye; in the other lens, even these fragments were absent. In relation to the size of the lens, the capsule was thick as compared with that of Man. The same is the case in *Tursiops* and probably other cetaceans. (Table and Fig. 14. Note that in this figure the magnification of the capsule thickness in b is x5, in c x10 and d x20!) The wringled appearance of the capsule of the *Platanista* lens (Fig. 14a), together with the fact that it carries more or less globular thickenings here and there (Fig. 15) and steep thinner places on the posterior side, makes the determination of its thickness difficult. However, comparison between a number of sections, horizontal and vertical, provides some reasonable approximations (see Table).

In the *Platanista*, the capsule of the lens had a thickness approximately equal at the anterior pole and at its equator, while between these points it increased to about twice that value. At the posterior side of the lens the thickest parts were found near its equator. These relationships are reminiscent of those in the human eye rather than of those in odontocetes. Since we may take it for certain that the *Platanista* lens is non-accommodative, the morphological similarity cannot indicate a similar function.

The subcapsular epithelium formed a distinct unicellular layer at a few places only (Fig. 16). The cells were roughly cuboidal at these places, with round or

Table

Thickness of the lens capsule in microns

The data for *Homo* are dirived from Duke-Elder (1961, Vol. II, p. 314). The data for *Platanista* are approximations

Species	lens ⌀ in mm	ant. pole	ant. max.	equator	post. max.	post. pole
Homo, 35 years old	9.0	14	21	17	23	4
Plantanista gangetica	1.5	10	20	10	10	0
Tursiops truncatus at corresp. places	9.0	54—57	ca. 66	76—79	10	12—13

oval nuclei. At the thinner parts of the lens the epithelial cells had a more flattened shape and the nuclei shaped accordingly. The nuclei were characterized by fine and regularly distributed chromatin and by the distinct nucleolus. At places where the capsule showed extensions into the lenticular body (Fig. 15), the epithelial cell layer was either interrupted or displaced and folded into a multicellular structure.

The initiation of the formation of crystalline fibres could be found here and there at the nuclear zone (Fig. 16). At infrequent places the epithelial cells were elongated and oriented in the usual way. This limited state of differentiation seems never to be exceeded; we did not find a single fibre with disappearing nucleus.

This implied that the lens of *Platanista* lacked a crystalline body. The space which it should have occupied — and which in this thin lens was only available in the central part — was largely filled by the above-mentioned capsular protrusions and the irregulary folded epithelium. Apart from these there were some vacuolelike amorph and sometimes quite extensive structures (Fig. 10 and 16), the nature of which we could not determine.

Zonula Zinnii

A few remarks on the zonula have been made above already. In *Platanista* as many zonular fibres as in other mammals ran without crossing from the angles between the ciliary processes to the lens. They were attached to the latter in a ring-shaped zone from its equator (Fig. 12) for some 400—500 microns centrally on the posterior side of the lens (Fig. 9 and 16).

Vitreous body

The vitreous body presented the usual picture of a reticular coagulate. The body was traversed by a hyaloid artery, following an undulating course from the optic papilla (Fig. 17) to — presumably — the posterior surface of the lens. We could not be sure about this, because some sections were missing and only the parts sketched in Fig. 2 were represented. These blood-filled regions showed no sign of degeneration.

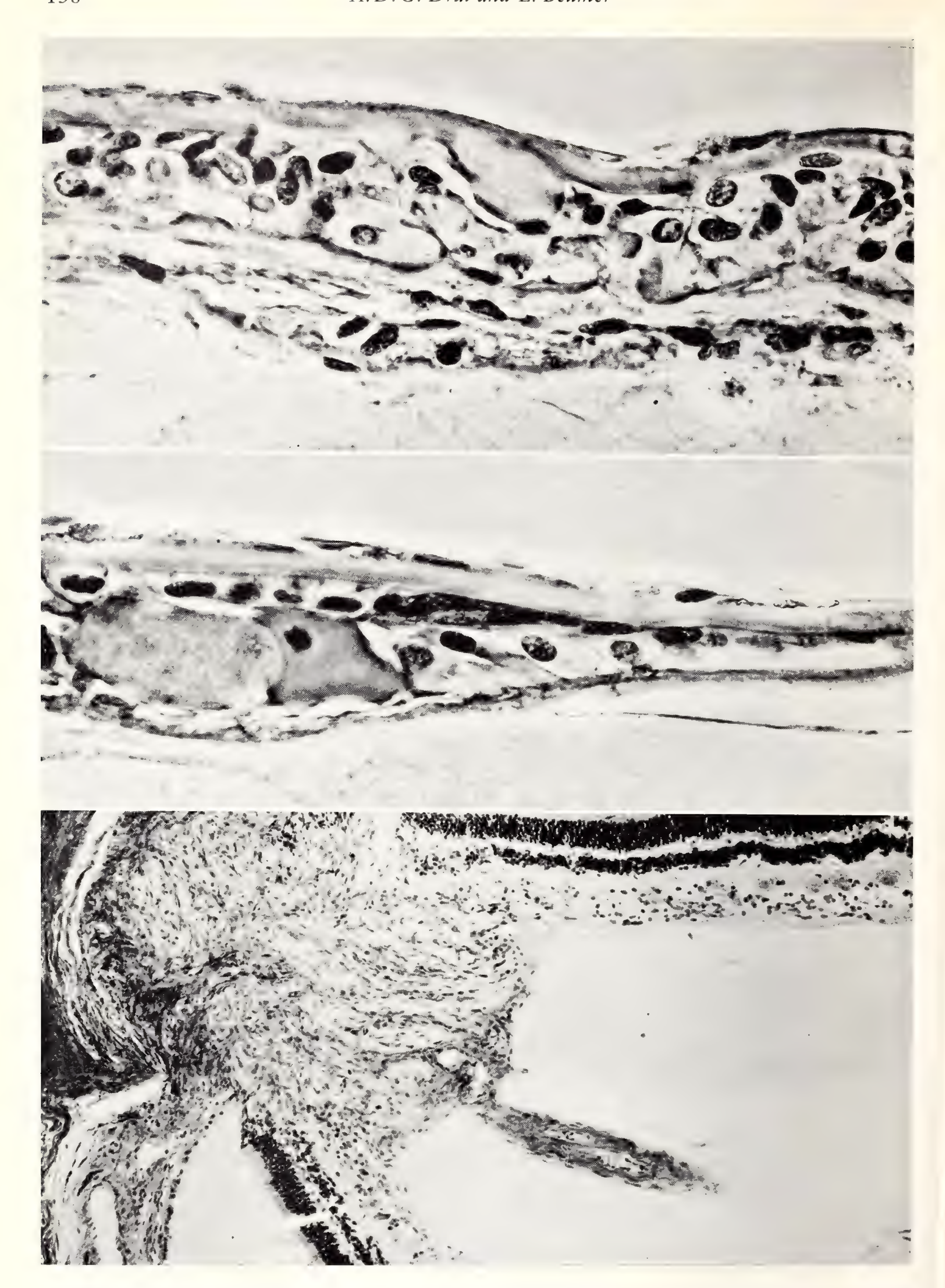


Fig. 15 (above). P. gangetica. Vertical section of the lens, showing capsular protusions, folded epithelium and posteriorly adhering connective tissue. Azan stained, phase contrast. — *Fig. 16 (centre). P. gangetica.* Vertical section of the lens, showing a regularly arranged epithelium and the transition to crystalline fibres. Azan stained, phase contrast. — *Fig. 17 (below). P. gangetica.* Optic disc with part of the hyaloid artery. Azan stained

Retina

The extreme shrinkage of the vitreous body had detached the retina from its epithelium and only near the ora (Fig. 8 and 9) and papilla (Fig. 17) did it remain at its original place. This is why the retina has been cut at different angles in various parts of the sections, making measurements of the thickness of the retinal layers very unreliable. Another obstacle to measurement lay in the fact that the layers, though clearly defined when regarded at low magnification, appeared to be rather diffusely bordered at higher magnifications (Fig. 18). By measuring and counting in a variety of sections at those places where the retina was thinnest and thus cut closest to perpendicular to the surface, we hoped to achieve at least acceptable approximations.

The overall thickness of the retina was about 250 microns, being only slightly less near the ora serrata (Fig. 9). Capillaries traversed the retina in all directions, fine ramifications penetrating as deep as the outer plexiform layer.

The pigment epithelium consisted of one layer of cuboidal cells, 6—8 microns high and 10—15 microns in width. The flattened, disc-shaped nuclei had a diameter of 7—10 microns and measured 3—5 microns radially. Though nowhere completely absent, pigment granules were very sparse. Only in the peripheral parts, especially on the ventral side, was the pigmentation more dense. Such a distribution of the pigment conforms with that usually found in eyes with a tapetum lucidum.

The thickness of the bacillary layer (Fig. 18, 2) may have been some 30 microns. Autolysis left little detail in the photo-sensitive elements. In connection with the structure of the nuclei, to be described below, it may be worth while to mention that many receptors showed swollen tips, which is, according to Maximow and Bloom (1957), an autolytic artifact, characteristic for cones.

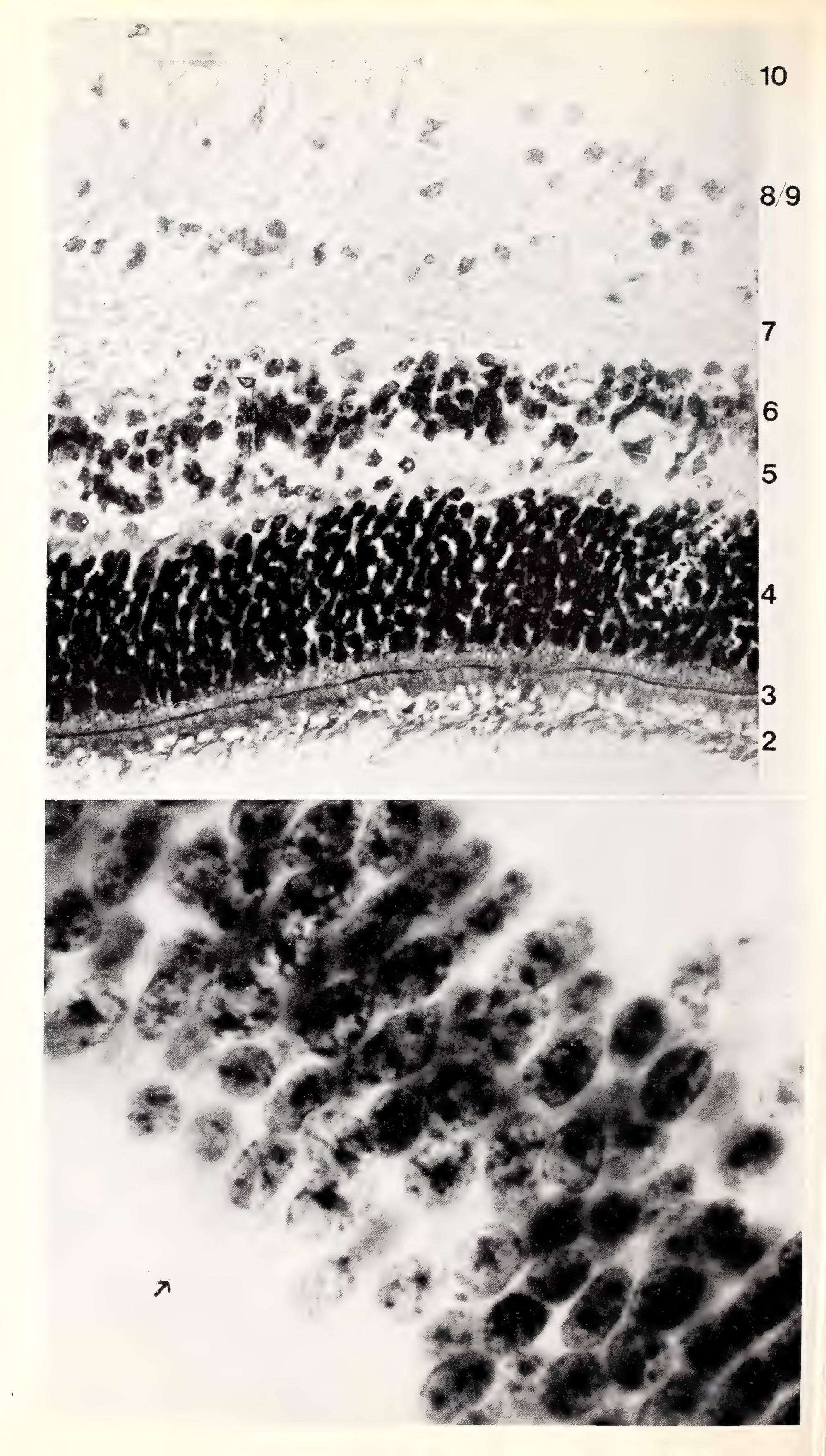
The outer limiting membrane (Fig. 18, 3) stood out clearly, partly because there was a transparent space between this membrane and the nuclei of the adjacent layer.

The thickness of the outer nuclear layer (Fig. 18, 4) was 45—50 microns (including the nucleus-free space of ca. 5 microns along the limiting membrane) in all regions, except for the regions near the ora and around the papilla, where this layer gradually but rapidly thinned out. The nuclei were all of the same type (Fig. 19), round or oval, the longer diameter being 6—8 microns. They were closely packed with their longer axes orientated predominantly radially. Their chromatin was scattered in granules mainly close to the nuclear membrane; one or two larger clumps occupied more central locations. These facts correspond much more with the characteristics of cone cell nuclei than those of rods (Fig. 20).

A row of about six or seven nuclei formed the thickness of the layer. Counted in horizontal as well as in vertical sections, the number of nuclei averaged 12 per 100 microns. This meant that each mm^2 of the retina contained, roughly, some 85,000—100,000 photo receptive cells.

The outer plexiform layer (Fig. 18, 5), measuring 10—12 microns in width, was divided into two sublayers of equal width, of which the outer stained more intensely than the inner. This was especially noticeable after P.A.S.-staining. In phase contrast illumination the border line between both zones seemed to be built by the bases of roughly triangular structures. The condition of our material did not allow a decision as to whether or not cone pedicles were represented. Nuclei were present scattered through the plexiform layer, being mainly of the types as found in the inner granular layer but more rarely they were cone cell nuclei.

The inner nuclear layer (Fig. 18, 6), 25—30 microns wide, contained nuclei of different types. The most numerous were round or oval nuclei with a diameter of 8—9 microns. Apart from one or two peripherally situated larger clumps, the



10
8/9
7
6
5
4
3
2

chromatin was dispersed equally through the nuclear body in small granules. Much less abundant, but not uncommon in places, there were oval nuclei, 10—12 microns in diameter, with a nucleolus and pale, finely granulated chromatin. An empty space around these nuclei indicated the presence of a cell body of about 15—18 microns in size. These small ganglion cells were mainly situated at the outer border of the inner nuclear layer. Nuclei of different structure were also present, including large ganglion cells, which characteristically belonged to the ganglion cell layer. Because, however, fixation and staining were not specific, an identification of the cell types was not possible.

SPECIES	CONE CELL NUCLEI	ROD CELL NUCLEI
Homo original		
Balaenoptera physalus after PILLERI and WANDELER, 1964		
Delphinapterus leucas after PILLERI, 1964		
Tursiops truncatus original		

Fig. 20. Sketches of the nuclei of cones and rods in man and in some cetaceans.

The inner plexiform layer (Fig. 18, 7) was represented by a reticulum without detail, owing to bad fixation or autolysis. The width of this layer was 25—30 microns.

As in other cetaceans, the ganglion cell and nerve fibre layers (Fig. 18, 8/9) were intermingled. In this layer there were many roundish nuclei with evenly distributed, moderately coarse chromatin granules and an inconspicuous nucleolus (Fig. 18 and 21). The ganglion cell nuclei were large, up to 20 microns, round to oval, pale with a fine chromatin and a conspicuous nucleolus. The cell bodies, very variable in size and shape, were not infrequently elongated in a radial direction and embedded in fibres of Müller (Fig. 21). The plasma contained a fine tigroid. Patches of these cells were equally spaced all over the retina. In *Tursiops* we found in addition, another type of ganglion cell with a darker nucleus and devoid of a distinct nuclear membrane; this cell type was lacking in *Platanista.* By counting and calculation we arrived at a figure of approximately 850 ganglion cells per mm^2, so that the total ratio of photo-receptive cells to ganglion cells may have been between 100 and 120:1.

There was a thin inner limiting membrane (Fig. 18, 10).

Fig. 18 (left above). P. gangetica. Retina. H. E. stained, phase contrast. The layers are numbered traditionally after Polyak. — *Fig. 19 (left below). P. gangetica.* Outer nuclear layer of the retina. Azan stained. Arrow = outer limiting membrane

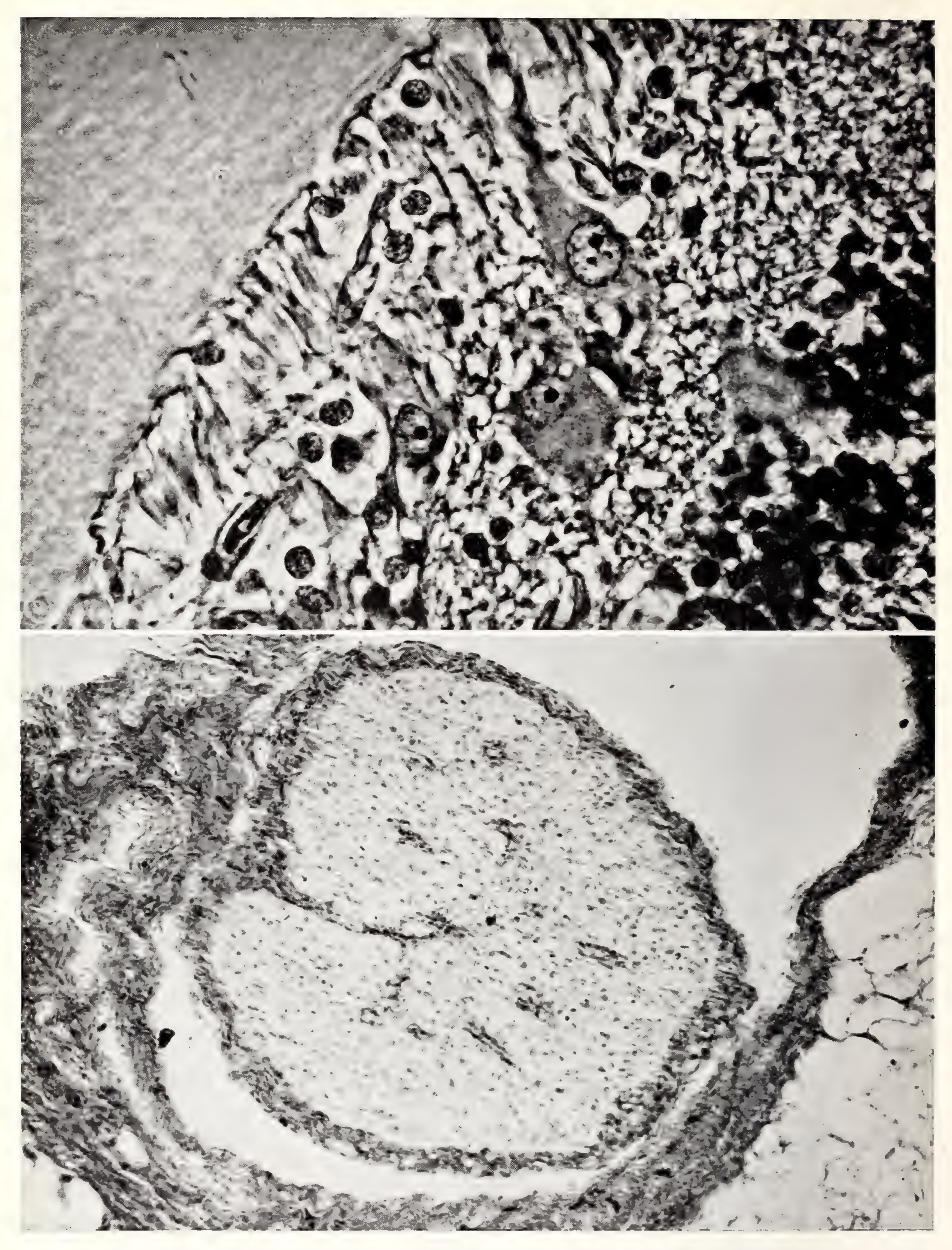


Fig. 21 (above). P. gangetica. Retina, ganglion cell and nerve fibre layers. Azan stained, phase contrast. — *Fig. 22 (below). P. gangetica.* Cross section of the optic nerve. Azan stained

Optic nerve

Wherever it has been mentioned, the nervus opticus has been described as being extremely thin. Pilleri and Gihr (1969), however, demonstrated that its size is normal in relation to the total retinal surface. In vertical and horizontal sections we measured a diameter of 0.50 mm at the optic disc. After leaving the scleral foramen

the nerve thickened gradually for the first part of its length of 1.5 mm, until a diameter of 0.60 mm was reached, after which the diameter remained unaltered.

Though we did not use stains to this end, neural fibrils of various diameters could be discerned. There were certainly more of them than the few hundreds mentioned by HERALD c.s. (1969). Neuroglial cells of irregular shape were present in vast numbers.

The nerve trunk was surrounded by the usual three sheaths. The outer one, the dura mater, was the most conspicuous, both by its thickness and the rich content of melanocytes. The fibres of this sheath were continuous with those of the fatty body. On the inner side there was a subdural space, traversed now and again by thin strands of tissue, which connected the dura with the arachnoid sheath. The latter, being the middle one, was only at a few places separated from the inner one by a subarachnoidal space and only at these places was it clearly recognizable as a separate, thin sheath, lined by endothelium on both sides. For the major part, the arachnoid was closely adherant to the pial sheath, which in turn fitted very closely to the nerve trunk. The pial sheath was rich in melanocytes again, especially the parts near the sclera. A pial invagination, carrying some blood vessels, was seen only at a place about 4 mm behind the sclera (Fig. 22); more proximally and distally such coarse invaginations were absent. A few fine pial septa entered the nerve for a short distance, and a true septal system was absent. Instead, several strands of connective tissue ran lengthwise through the nerve, each carrying a capillary with a very narrow lumen (Fig. 22). A few other, thin walled capillaries followed the same course.

The lamina cribrosa was poorly developed. Its presence was indicated only by a few melanocytes, being supported by some connective tissue, which entered the periphery of the nerve near the optic disc.

Discussion

The "degenerate" eye

Ever since *Platanista* was first described, its eye has been indicated as being atrophic or degenerate, which sensuo-stricto means that the eye has been reduced from former excellence to a lower type. One might have expected then, that the eye would have been degenerate in all its parts, including the nervous components, which is clearly not the case in *Platanista.* In our opinion the only structures which can be interpreted as being the results of degeneration are the amorphic vacoules in the eye lens. Other features of the *Platanista* eye, which attract attention by their nonconformity with the typical cetacean eye, are more easily understood if this eye is regarded as being embryonic in structure and not having reached full development. Though not all structures support this view, especially the fact that various parts of the eye seem to have stopped development at different stages, the following features in favour can be emphasized

The presence of a seemingly functional (though not ramified) arteria hyaloidea is a preliminary indication. Even more important, it seems to us, is the covering of the lens capsule by a cellular structure, carrying some capillaries. Most likely, these fine vessels are branches of the hyaloid artery and the structure seems to represent the vascular tunic of the lens. It is true that, regarding the scarcety and extreme small dimensions of the capillaries the tunic of the eye lens of *Platanista* can hardly be called vascular. On the other hand, the proposed point of view finds some support in the fact that in human foetal eyes vessels from the vascular tunic can be seen to be continuous with zonular fibres, resembling the state of affairs which we found in *Platanista* (Fig. 12). With the material at hand we are inclined to interprete the

cellular structure around the lens as representing the vascular tunic, being either not yet fully developed or atrophied to some extend.

Minor indications that the eye of *Platanista* shows embryonic characteristics can be found by comparison with the youngest *Balaenoptera* embryo's, studied by Pilleri and Wandeler (1964), in which the bulbus is globular, the cornea thickest at the apex, the sclera evenly thin and devoid of radially running fibres.

If it be accepted that the *Platanista* eye is embryonic rather than degenerate, some structures might be seen in a new light. The nerves at the iris angle could represent early forms of the sensory corpuscles of Rochon-Duvigneaud (1940), which are found in some species of cetacea *(Megaptera, Balaenoptera),* but absent in others (p.e. *Tursiops).* Secondly, the pure cone retina of *Platanista* may be less surprising, at least if there is some truth in the theories (discussed by Duke-Elder 1961, p. 252) that cones are transformed into rods during development.

The "blindness" of Platanista

After the present study it is difficult to conclude from the anatomical evidence that *Platanista* is a blind dolphin. Owing to the condition of the retina, the eye must at least be sensitive to light. To perform the act of seeing, however, the formation of an image is required in addition. In aquatic animals the lens is the single effective refracting medium but in *Platanista* the lens, devoid of a crystalline body, can hardly be expected to be optically functional. One might consider stenopaic vision, the pin-hole like pupil being the image forming device. Examination of Fig. 2 reveals that, at least with the eyelids closed to this extend, there would be two small apertures behind each other, affecting a form of tube vision. Even if the eyelids could be opened much more, the field of vision would remain very limited, only the central part of the retina, including the blind spot, being operative. The conclusion that *Platanista* cannot use its eyes for true vision seems to be inevitable. Moreover, as far as we know, no behavioural evidence has been reported that the animal examines visually.

It is true of course that a light sensitive retina can be useful — without actual vision — to induce vegetative functions (Pilleri 1970). There are many examples, however, in which such a function is carried out without any retina (many invertebrates, blind fishes etc.), and even in animals with normal functional eyes (Menakfr 1972). So we do not feel satisfied by the idea that this would be the entire function of a retina as well developed as it is in *Platanista.* In this connection the retinal condition may be illustrated by a few calculations.

By reconstruction from the sections we conclude that the diameter of the internal cava of the eye is about 3.2 mm, with a total circumference of 10 mm, of which an expanse of 7 mm is covered by the retina. Measuring along the retina from ora to ora in medial sections we arrive at 5.1 mm, a considerably lower figure, caused by the extreme shrinkage of the retina. Taking this into account, the above mentioned number of ca. 850 retinal ganglion cells per mm² would be $(^{5.1}/_{7})^2 \times 850 =$ ca. 400 cells per mm². The retinal surface amounts to about 40 mm², so that the total number of ganglion cells is in the order of 16,000. For reasons of comparison we will calculate the number of nerve fibres per mm² in the optic nerve, assuming that as in man (Duke-Elder, Vol. II, p. 234) each ganglion cell in *Platanista* sends its axon to the brain. This would mean that the optic nerve of *Platanista* contains about 16,000 nerve fibres, or, with its cross section of 0.3 mm², about 50,000 fibres per mm². Even if this figure is wrong by a factor of five it still compares well with the 11,700 fibres per mm² in *Phocoena phocoena* (Pilleri and Gihr 1969). In consideration of the small size of the eye in *Platanista,* we must conclude that the nervous part has made the best of a bad job! According to the reasonings of Cain (1964) the

possession of any structure must be of significance to the animal, regardless whether one can understand its function or not. With the retina of the presumably non-looking *Platanista* we are presented with another structure which is not understood.

The function of vision in cetacea

For reasons given above, visual power of any importance can practically be discounted in Platanista. The lack of vision is commonly ascribed to the muddy water in which this animal lives and in which vision would be of no use. In fact, Anderson (1878) proposed this theory, but immediately added the following paragraph (p. 471): "There are difficulties, however, even in such an explanation, because there is not such a wide difference between the conditions of the Gangetic Platanist and those of the Iriwady dolphin, or in anything connected with their respective river-systems as to easily account for the great degradation of the organ of vision in the one case, and the quite ordinarily sized eye in the other, as well developed as that of any marine Cetacean."

On the other hand, one might ask the question the other way around: if *Platanista,* in spite of its lack of vision, is quite capable of surviving, why should other odontocetes need eyes? If *Platanista* can orientate adequately and capture its food by echo-location, the same should hold for marine odontocetes, living in an environment where, however clear it may be, vision is also restricted — at least in relation to their size and speed of movement. It is difficult to imagine circumstances which would attract the visual attention of a dolphin in the ocean and the difficulties met with by trainers in making captive dolphins react on visual stimuli seem to point to the conclusion that vision is unimportant in the normal life of dolphins.

Nevertheless it has been demonstrated (Dral 1972) that *Tursiops* has eyes which not only see well under water, but also in air, a capability which requires a special accommodative mechanism. Good aerial vision has been found in some other species of odontocetes also *(Delphinapteras leucas, Stenella longirostris, Steno bredanensis;* Dral, not published) and it may be expected that good aerial as well as aquatic vision will be found to be a general attribute of odontocetes. According to Cain (loc cit), if an animal possesses such a special capability, it must be of significance.

In summarizing the above paragraph we may conclude that vision in dolphins is unimportant *and* significant, which of course is nonsense. We are inclined to eliminate the contradiction by taking into consideration the cerebral structure of the animals. The complexity of the neocortex has already aroused many uncorroborated speculations and we are about to add another one. There is little doubt that the high cerebralisation endows the animals with special cerebral qualities and it is not beyond the possibility that we have to ascribe to them a consciousness of some level. From psychiatric experience with humans we know that our consciousness is built up and sustained by a constant, great and varied input of sensory impressions. In this respect even information, irrelevant for our biological struggle for life, is indispensable. We venture to suppose that the same holds for the highly cerebrated odontocetes, which for this reason would not give up such an important source of sensory input. It might be coincidence, indeed, but we feel it as a striking fact that the only dolphin with a very poor or even nonexisting vision, *Platanista,* happens to be far the least cerebralized.

Acknowledgements

We are indebted to Prof. M. Nishiwaki, who, through the friendly mediation of Dr. P. J. H. van Bree, donated the material for this study. Dr. P. E. Purves deserves our gratitude for the correction of the manuscript and Dr. J. Verwey for translating the summary into German.

Dr. P. Smit saved us from a mistake in interpretation. Many persons showed stimulating interest and positive criticism and among these, Dr. J. Westenberg should be specially named: the idea's, proffered at the end of this paper, find their origin in his remarks.

Summary

Sections of the two eyes of one *Platanista gangetica* were studied. The eyelid can be closed by a strong sphincter muscle and opened by a weaker cylindrical muscle, surrounding the adipose body in which the eye is embedded. There is a ring-shaped Harder's gland.

Apart from its extremely small size (4.0—4.5 mm) the eye of *Platanista* differs mainly from that of other species of odontocetes in the following respects.

The largest diameter of the bulbus, being about 5.5 mm, is directed antero-posteriorly. The cornea is thicker at the apex than at the periphery; blood capillaries are present in the stroma. The stromal lamellae are poorly orientated, which is also the case in limbus and sclera. Radially running collagen fibres are lacking in the latter. The thin sclera does not thicken towards the posterior pole and there are no extra-ocular muscles attached to it.

The anterior eye chamber is wide. Peripheral nerves are found in and around the trabecular system. The lens has the shape of a watch-glass and its capsule is discontinuous at the posterior pole. Anteriorly the lens is covered with a layer of cells, presumably the not fully atrophied vascular tunic. The lens epithelium is disrupted by irregular protrusions on the inner side of the capsule. At the nuclear zone a few groups of epithelial cells are elongated in the process of fibre formation, but there are no non-nucleated fibres.

A blood filled hyaloid artery stretches from the optic disc through the vitreous body, most likely up to the posterior lens surface. The retina is quite well developed, showing the regular layers. It differs strikingly from other odontocete retinae by the fact that the outer nuclear layer consists of cone-nuclei exclusively.

Considering the small dimensions of the eye, the choroid, iris musculature and ciliary processes are well developed. As in other odontocetes, there are no ciliary muscles.

It is concluded that the eye of *Platanista* is embryonic rather than degenerate.

Zusammenfassung

Anatomie des Auges des Gangesdelphins, Platanista gangetica (Roxburgh, 1901)

Es wurden Schnitte der beiden Augen des Delphins *Platanista gangetica* studiert.

Die Augenlider können mittels eines starken Sphinkters geschlossen und durch einen schwachen zylindrischen Muskel geöffnet werden. Letzterer umgibt die Fettmasse, in der das Auge eingebettet liegt. Es gibt eine ringförmige Hardersche Drüse.

Abgesehen von einer außerordentlich geringen Größe (4,0—4,5 mm) unterscheidet das Auge von *Platanista* sich von den anderen Odontoceten-Arten besonders in folgenden Punkten:

Der größte Durchmesser des Bulbus beträgt — in der Richtung von vorn nach hinten — ungefähr 5,5 mm. Die Hornhaut ist in der Mitte dicker als peripher; es finden sich zahlreiche Blutkapillaren in der Substantia propria. Die Lamellen des Stromas sowie die im Limbus und in der Sklera sind nur schwach orientiert. Radial verlaufende kollagene Fasern fehlen in der Sklera. Die dünne Sklera verdickt sich nicht nach hinten, und es ist keine extra-bulbäre Muskulatur daran befestigt.

Die vordere Augenkammer ist geräumig. Periphere Nerven finden sich zwischen den Spongiumtrabekeln vor. Die Linse zeigt Uhrglas-Form und die Linsenkapsel ist hinten nicht geschlossen. An der Vorderseite ist die Linse bedeckt mit einer Zellschicht, die eventuell die nicht völlig atrophierte Tunica vasculosa lentis repräsentiert. Das Epithel der Linse ist von unregelmäßigen Vorsprüngen an der Innenseite der Linsenkapsel unterbrochen. In der Kernzone finden sich einige Gruppen epitheliarer Zellen im Prozeß der Faserbildung, es gibt aber keine kernfreien Fasern

Eine mit Blut gefüllte Arteria hyaloidea läuft von der Pupille des Sehnerves durch die Bulbuskammer, wahrscheinlich bis an die hintere Linsenoberfläche. Die Netzhaut ist wohl entwickelt und zeigt die gewöhnlichen Schichten. Sie unterscheidet sich dadurch auffallend von der Retina anderer Odontoceten, daß die äußere Körnerschicht ausschließlich aus Zapfenkernen besteht.

In Anbetracht der geringen Größe der Augen sind die Aderhaut, die Irismuskulatur und die Ziliarfortsätze wohl entwickelt. Genau wie in anderen Odontoceten gibt es keine Ziliarmuskeln.

Das Auge von *Platanista gangetica* erscheint eher embryonal als degeneriert.

Literature

ANDERSON, J. (1878): Anatomical and Zoological Researches: Comprising an account of the Zoological Results of two Expeditions to Western Yunnan in 1868 and 1875; and a Monograph of the two Cetacean Genera, *Platanista* and *Orcella*. 2 vols. London: Quaritch.

BEUMER, L. (1963): A quicker method of embedding eyes in Nitrocellulose of low viscosity. Ophthalmologica **146**, 432—437.

BEUMER, L.; DRAL, A. D. G.; HURK, C. F. G. W. v. d. (1972): Ulcus corneae in the Baikal Seal, *Phoca hispida sibirica*. Zool. Garten N. F. **41**, 244—247.

CAIN, A. J. (1964): The perfection of animals. Viewpoints in biol. **3**, 36—63.

CUVIER, F. (1836): De l'histoire naturelle des Cétacés ou recueil et examen des faits dont se compose l'histoire naturelle des ces animaux. Paris: Roret. (Cited from J. ANDERSON 1878).

DRAL, A. D. G. (1972): Aquatic and aerial vision in the bottle-nosed dolphin. Neth. J. Sea Research **5**, 510—513.

DUKE-ELDER, S. (1961): System of Ophthalmology. II. London: Kimpton.

ESCHRICHT, D. R. (1851): Om Gangesdelphinen. Danske Vidensk. Selsk. Skr. **5**, 345—387.

HERALD, E. S.; BROWNELL Jr, R. L.; FRYE, F. L.; MORRIS, E. J.; EVANS, W. E.; SCOTT, A. B. (1969): Blind River Dolphin: First Side-Swimming Cetacean. Science **166**, 1408—1410.

MAXIMOW, A. A.; BLOOM, W. (1957): A Textbook of Histology. 7th ed. Philadelphia and London: W. B. Saunders Co.

MENAKER, M. (1972): Nonvisual light reception. Scient. Am. **266**, 22—29.

PILLERI, G. (1964): Zur Morphologie des Auges vom Weißwal, *Delphinapterus leucas* (Pallas). Hvalrådets Skrifter **47**, 3—16.

PILLERI, G. (1970): Observations on the Behaviour of *Platanista gangetica* in the Indus and Brahmaputra Rivers. Invest. on Cetacea **2**, 27—60.

PILLERI, G. (1971): Original description of the Gangetic dolphin, *Platanista gangetica*, attributed to WILLIAM ROXBURGH. Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.) **21**, 345—348.

PILLERI, G.; GIHR, M. (1969): Das Zentralnervensystem der Zahn- und Bartenwale. Rev. Suisse Zool. **76**, 995—1037.

PILLERI, G.; WANDELER, A. (1964): Ontogenese und funktionelle Morphologie des Auges des Finnwals, *Balaenoptera physalus* L. (Cetacea, Mysticeti, Balaenopteridae). Acta anatom. Suppl. **50** = 1 ad Vol. 57.

PÜTTER, A. (1903): Die Augen der Wassersäugetiere. Zool. Jb. (Anat.) **17**, 99—402.

ROCHON-DUVIGNEAUD, A. J. F. (1940): L'oeil des Cétacés. Paris: Arch. Mus. Hist. Nat. **16**, 57—90.

ROXBURGH, W. (1801): An Account of a New Species of *Delphinus*, an Inhabitant of the Ganges. Asiatic Researches **7**, 170—174.

Authors' addresses: A. D. G. DRAL, Netherlands Institute for Sea Research, Texel, Den Burg, P. O. Box 59, the Netherlands. L. BEUMER, Ophthalmological Laboratory, Leiden, the Netherlands

Oberflächenmessungen an der Innenauskleidung des Ruminoreticulums von Rehwild *(Capreolus capreolus)* und Damwild *(Cervus dama)*

Von P. Langer

Aus dem Zentrum für Anatomie und Cytobiologie der Justus-Liebig-Universität Gießen

Eingang des Ms. 1. 12. 1973

Einleitung

Dam- und Rehwild unterscheiden sich in der Art ihrer Nahrungsaufnahme und in der Futterwahl. Das Damwild weidet vorwiegend (Ueckermann und Hansen 1968; Heidemann 1971; Cadman 1971), dabei nimmt es faserreiches Material auf. Rehe sind dagegen Selektierer, sie wählen vor allem die Blätter der Futterpflanzen (Klötzli 1965). Das Reh äst nach Esser (1958) „nicht wahllos jede Pflanzenart oder jedes Exemplar einer Art, sondern verbeißt nach anscheinend besonderen Gesetzmäßigkeiten hier und dort eine Pflanze, so daß die Äsung eine vielseitige Zusammensetzung erfährt". Koller (1961) gibt an, daß sie außer Kräutern auch andere saftige Pflanzenteile, z. B. von Sträuchern, äsen. Der Gehalt an aufgenommenen Rauhfutter dürfte sich deshalb bei beiden Arten unterscheiden und zu physikalisch und chemisch differenzierten Milieus im Verdauungstrakt, insbesondere den Vormägen, führen. Es ist die Frage, ob sich diese Milieuveränderungen in Veränderungen der Innenauskleidung des Ruminoreticulums niederschlagen.

Bei mitteleuropäischen Cerviden ist bisher vor allem die Verdauungsphysiologie bei Rot- und Rehwild vergleichend durch die Schule von Brüggemann in München bearbeitet worden (Felber 1968; Feustel 1967; Henschel 1967).

Hier sollen nun für das Damwild und für das Reh quantitative Angaben in fünf Regionen des Ruminoreticulums gemacht werden, in denen Veränderungen der Innenauskleidung nicht ohne weiteres ins Auge fallen. Proben aus dem dorsalen Pansensack sind nicht berücksichtigt worden, da dieser Magenabschnitt sehr auffällig auf unterschiedliche Ernährungsweisen reagiert (Hofmann 1973). Es soll die mittlere Länge der Zotten und der Oberflächenvergrößerungsfaktor (OVF) in den fünf Regionen bestimmt werden. Es wird versucht, diese morphometrischen Daten in ihrer Abhängigkeit von dem Ort der Probenentnahme, von dem verschiedenen Alter und Erlegungsdatum der Tiere, von der Herkunft aus unterschiedlichen Biotopen und von den differenten Ernährungsweisen zu verstehen.

Aus einer vergleichend-anatomischen Untersuchung (Langer 1971) lagen Mägen von Reh- und Damwild vor, an denen ich die Innenauskleidung des Ruminoreticulums untersuchen konnte. Da die Gewinnung des Materials von den Jagdzeiten abhängig war, ist es nach seiner Herkunft und Beschaffenheit sehr inhomogen, so daß die Analyse der Faktoren, welche die Ausformung der Zotten beeinflussen könnten, stark erschwert wird. Dennoch stellen die vorgelegten Ergebnisse bei dem Mangel an anderen Daten eine Hilfe bei der Bewertung physiologischer Befunde über die Resorption im Ruminoreticulum von Reh- bzw. Damwild dar.

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 168—190
© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Material und Methode

Es standen die Mägen von acht Stück Damwild *(Cervus dama)* und von zehn Rehen *(Capreolus capreolus)* zur Verfügung (Tabelle 1, Abb. 1), die auf Jagden geschossen wurden. Die Eingeweide wurden noch lebendwarm exenteriert, die Mägen geöffnet und mit Leitungswasser ausgespült. Fixiert wurde in 4 % Formalin, welches mit $CaCO_3$ neutralisiert worden war. Im Laufe der ersten 24 Stunden wurde die Fixierungslösung zweimal gewechselt.

In den meisten Fällen war das Todesdatum der Tiere, ihre Herkunft, ihr Geschlecht und ihr Alter bekannt.

Mit einem Korkbohrer von 1,04 cm^2 Fläche wurden aus folgenden Regionen des fixierten Ruminoreticulums Proben entnommen (Abb. 2): A: Saccus caecus caudoventralis, Scheitel, B: Saccus ruminis ventralis, Parietalseite, C: Saccus caecus caudodorsalis, Scheitel, D: Atrium ruminis, Parietalseite, E: Reticulum, mit Zotten versehener parietaler Teil.

Unter einer Binokularlupe wurden die Zotten mit größtmöglicher Sorgfalt an ihrer Basis von der Pansenwand gelöst und für 1—3 Stunden in Glycerin eingelegt. Nach dieser Zeit wurden sie auf einem Objektträger parallel angeordnet und mit einem zweiten Objektträger bedeckt. Die Gesamtzahl der Zotten wurde ermittelt.

Genaue Oberflächenmessungen im Ruminoreticulum wurden bisher nur von Schnorr und Vollmerhaus (1967) an Rind und Ziege vorgenommen, was sicherlich aus den zeitraubenden Planimetrierarbeiten zu verstehen ist. Um diese zu vermeiden, maß Hofmann (1968, 1969, 1973) die Zottenhöhe und -breite. Durch die Entwicklung von Geräten zur elektronischen Bildanalyse kann jetzt die Planimetrierung stark beschleunigt werden. Die Flächenmessung wurde im Strahlenzentrum der Justus-Liebig-Universität in Gießen mit dem „Classimat" der Fa. Leitz durchgeführt. Die Präparate wurden auf einem Leuchtkasten von der Fernsehkamera abgetastet. Es wurde die Fläche der einzelnen Zotte als Mittelwert von je fünf Messungen und ihre Länge ermittelt und durch einen Tischrechner „Diehl Combitron S" als Anzahl der Rasterpunkte bzw. Bildzeilen ausgedruckt.

Nach Eichung mit Hilfe bekannter Flächen und Strecken konnte die Zahl der Rasterpunkte in cm^2, die Zahl der Bildzeilen in mm umgerechnet werden.

Tabelle 1

Untersuchtes Material

Nr.	Geschlecht	Schußdatum	Alter (Jahre)	Herkunft
Cervus dama				
I	♀	30. 9. 1967	7	Pratjau, Selenter See
II	♂	19. 11. 1967	1	Salzau, Selenter See
III	♀	4. 1. 1968	0,5	Sierhagen, Ostholstein
IV	♀	4. 1. 1968	7	Sierhagen, Ostholstein
V	♂	4. 1. 1968	0,5	Sierhagen, Ostholstein
VI	♀	4. 1. 1968	2	Sierhagen, Ostholstein
VII	—	April/Mai 1968	—	Salzau, Selenter See
VIII	♀	5. 12. 1968	6,5	Idstedt bei Schleswig
Capreolus capreolus				
1	♂	14. 6. 1967	2	Forst Barlohe
2	♂	5. 8. 1967	4,5	Lindau, Schlei
3	♀	24. 11. 1967	7	Salzau, Selenter See
4	♀	2. 12. 1967	4,5	Salzau, Selenter See
5	♀	4. 12. 1967	3	Salzau, Selenter See
6	♀	10. 12. 1967	—	Rickling bei Bad Segeberg
7	♀	6. 1. 1968	0,6	Breitenstein, Kr. Plön
8	♀	28. 1. 1968	2	Bonebüttel, Forst Neumünster
9	♀	28. 1. 1968	2	Bonebüttel, Forst Neumünster
10	♀	29. 1. 1968	2	Salzau, Selenter See

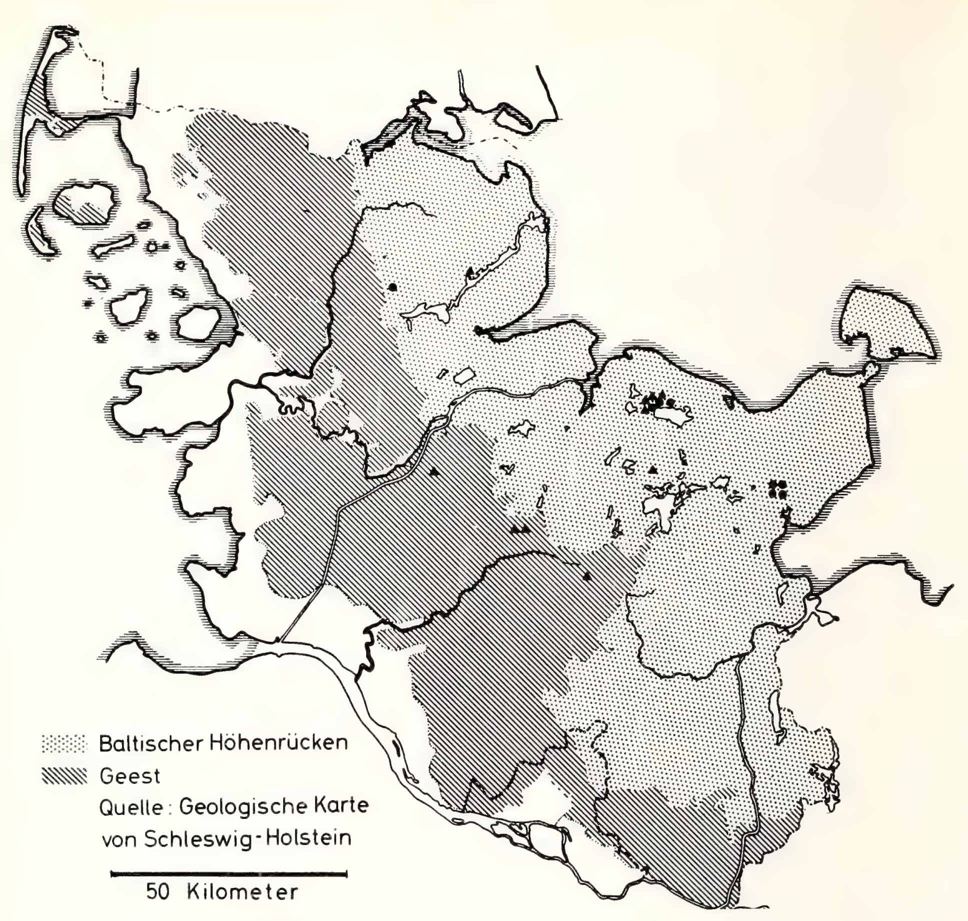


Abb. 1. Baltischer Höhenrücken und Geest in Schleswig-Holstein. Erlegungsorte des untersuchten Reh- (▲) und Damwildes (●)

Aus der verdoppelten gemessenen Fläche der Zotten und der Grundfläche der Probe läßt sich der Faktor (OVF) bestimmen, um den die Oberfläche durch die Zotten vergrößert

$$\text{OVF} = \frac{2 \times \text{Zottenfläche} + \text{Grundfläche}}{\text{Grundfläche}}$$

(unter „Grundfläche" verstehe ich die Stanzfläche des Korkbohrers).

Schnorr und Vollmerhaus hoben die kritischen Punkte der von ihnen erstmals angewandten Methode der Planimetrierung der Zotten hervor, wonach bei Ermittlung des OVF aus den Seitenflächen der Zotten und aus der Probengrundfläche stillschweigend auch die Basisflächen der Zotten als Oberfläche gerechnet werden, die Kantenflächen der Zotten aber nicht berücksichtigt werden. Sie vertreten die Auffassung, daß diese beiden Fehler sich weitgehend gegenseitig kompensieren. Bei Kenntnis dieses Fehlers ist aber bei Anwendung der gleichen Methode eine gute Vergleichbarkeit gewährleistet.

Folgenden Herren bin ich für die Überlassung des Materials und/bzw. die Altersbestimmung zu großem Dank verpflichtet: Herrn Dr. K. Meunier, Klausdorf, Schwentine; Graf C. v. Scheel-Plessen †, Sierhagen, Kreis Ostholstein; Graf R. v. Thun-Hohnstein, Salzau, Kreis Plön; Prof. Dr. H. Bohlken, Kiel; Dr. D. Eisfeld, München; Dr. G. Heidemann, Kiel; Dr. H. Hoerschelmann, Hamburg.

Herrn Wensien vom Wetteramt Schleswig des Deutschen Wetterdienstes danke ich für die Klimadaten der schleswig-holsteinischen Stationen Schleswig, Erfde, Kiel, Neumünster, Bad Segeberg, Plön, Eutin und Lensahn.

Prof. Dr. Dr. H.-R. DUNCKER (Humananatomisches Inst.), Prof. Dr. R. R. HOFMANN (Veterinäranatomisches Inst.), Dr. P. ZIMMERMANN (Humananatomisches Inst.), Dr. G. SEIBOLD (Strahlenzentrum), alle Universität Gießen, sowie Dr. G. HEIDEMANN (Inst. f. Haustierkunde, Kiel) und Herrn Prof. Dr. D. GIESECKE (Inst. f. Tierphysiologie d. Universität München) danke ich für ihre Bereitschaft zu sehr förderlichen Diskussionen.

Herr Dr. G. SEIBOLD, der mich am „Classimat" einwies, stellte auch das Programm für den Rechner auf. Ich danke ihm sehr herzlich für seine Hilfe sowie für die Bereitstellung von Arbeitsmöglichkeiten im Strahlenzentrum.

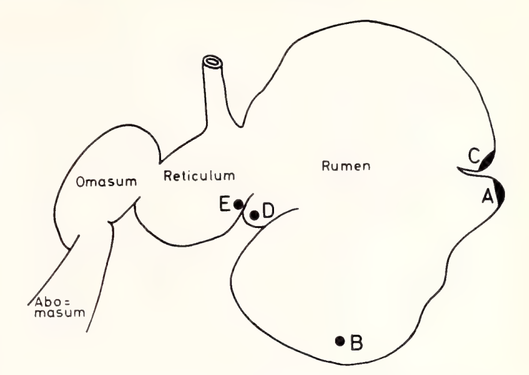


Abb. 2. Die Probenentnahmestellen bei Reh- und Damwild

Befunde

Die Ergebnisse der Zählungen der Zotten und der Messung ihrer Oberfläche und Länge sowie die Verteilung auf verschiedene Längenklassen sind für *Capreolus capreolus* in den Tabellen 2 bis 5, für *Cervus dama* in den Tabellen 6 bis 9 enthalten.

Zottendichte

Für die Zottendichte ergibt sich durch die fixierungsbedingten unterschiedlichen Kontraktionszustände der Pansenwand keine Normalverteilung der Werte. Aus diesem Grunde erscheint es nicht sinnvoll, die Zottendichte ausführlich zu betrachten.

Zottenlänge

In den Tabellen 2 und 6 sind die absoluten Häufigkeiten von Längenklassen (Klassenbreite: 1,5 mm) wiedergegeben, in Tabelle 3 und 7 die relativen Anteile der Längenklassen an jeder Probe. Die Tabellen 4 und 8 zeigen die nach Alter, Herkunft und Geschlecht geordneten Werte der mittleren Zottenlängen.

OVF

In den Tabellen 5 und 9 sind die Werte der Oberflächenvergrößerung (OVF) wiedergegeben. Die Werte sind ebenfalls nach Alter, Herkunft und Geschlecht geordnet. Die mittleren Zottenlängen wurden errechnet aus den in den Tabellen 2 und 6 angegebenen absoluten Häufigkeiten jeder Längenklasse.

In den Tabellen 4, 5, 8, 9 sind auch die Ergebnisse der Varianzanalysen der Meßwerte mit angegeben.

Artunterschiede

Mit Hilfe des t-Tests wurde untersucht, ob die Unterschiede zwischen den homologen Regionen beider Arten signifikant sind. Die Ergebnisse sind in der Tabelle 10 aufgeführt.

Beim Vergleich *aller Meßdaten* (aus Tab. 5 und 9) des OVF von allen Tieren zeigt sich, daß beim Reh die innere Oberfläche des Ruminoreticulums signifikant ($P<0{,}001$) stärker vergrößert ist als beim Damwild: Mittelwerte des OVF mit Standardabweichung: *Cervus dama:* 5,6713 ± 2,5091, *Capreolus capreolus:* 6,5180 ± 2,2016.

Tabelle 2

Capreolus capreolus

Absolute Häufigkeit und relativer Anteil (in %) der Längenklassen an jeder Probe

Nr.	Probe	0,01—1,50	1,51—3,00	3,01—4,50	4,51—6,00	6,01—7,50	7,51—9,00	9,01—10,55
	Klassengrenzen (in mm)							
1	A	12 (9,16)	51 (38,93)	49 (37,40)	19 (14,50)			
	B	5 (4,90)	32 (31,37)	25 (24,51)	32 (31,35)	8 (7,84)		
	C	12 (10,26)	53 (45,30)	43 (36,75)	9 (7,69)			
	D	2 (1,54)	23 (17,69)	42 (32,31)	52 (40,00)	11 (8,45)		
2	A	10 (7,41)	56 (41,48)	64 (47,41)	5 (3,70)			
	B	2 (3,17)	10 (15,87)	26 (41,27)	17 (26,98)	7 (11,11)	1 (1,59)	
	C	13 (7,03)	72 (38,92)	88 (47,57)	10 (5,41)	2 (1,08)		
	D	6 (5,88)	24 (23,53)	23 (22,55)	48 (47,06)	1 (0,98)		
	E	13 (8,23)	48 (30,38)	54 (34,18)	37 (23,42)	4 (2,53)	2 (1,27)	
3	A	92 (34,98)	146 (55,51)	20 (7,60)	5 (1,90)			
	B	22 (22,45)	31 (31,63)	39 (39,80)	5 (5,10)	1 (1,02)		
	C	29 (22,48)	43 (33,33)	47 (36,43)	9 (6,98)		1 (0,78)	
	D	8 (9,09)	25 (28,41)	21 (23,86)	25 (28,41)	5 (5,68)	3 (3,41)	1 (1,14)
	E	22 (13,84)	69 (43,40)	57 (35,85)	8 (5,03)	1 (0,63)	2 (1,26)	
4	A	84 (57,53)	59 (40,41)	2 (1,37)	1 (0,68)			
	B	14 (13,86)	23 (22,77)	18 (17,82)	33 (32,64)	13 (12,87)		
	C	15 (17,65)	46 (54,12)	21 (24,71)	3 (3,53)			
	D	20 (11,76)	69 (40,59)	81 (47,65)				
	E	9 (6,72)	37 (27,61)	28 (20,90)	34 (25,37)	23 (17,16)	3 (2,24)	
5	A	34 (31,78)	61 (57,01)	12 (11,21)				
	B	12 (10,62)	42 (37,17)	56 (49,56)	3 (2,65)			
	C	13 (12,26)	77 (72,64)	16 (15,09)				
	D	30 (15,23)	69 (35,03)	50 (25,38)	47 (23,86)	1 (0,51)		
	E	36 (20,00)	63 (35,00)	56 (31,11)	23 (12,78)	2 (1,11)		

Tabelle 2 (Fortsetzung)

Klassengrenzen (in mm) Nr.	Probe	0,01—1,50	1,51—3,00	3,01—4,50	4,51—6,00	6,01—7,50	7,51—9,00	9,01—10,55
6	A	14 (19,72)	51 (71,83)	6 (8,45)				
	B	6 (13,64)	9 (20,45)	15 (34,09)	14 (31,82)			
	C	14 (13,46)	44 (42,31)	46 (44,23)				
	D	8 (5,06)	43 (27,22)	45 (28,48)	44 (27,85)	14 (8,86)	3 (1,90)	1 (0,63)
	E	18 (9,05)	76 (38,19)	81 (40,70)	21 (10,55)	3 (1,51)		
8	A	6 (6,45)	70 (75,27)	17 (18,27)				
	B	3 (3,41)	28 (31,82)	32 (36,36)	20 (22,73)	5 (5,68)		
	C	18 (14,06)	76 (59,36)	33 (25,78)		1 (0,78)		
	D	10 (8,13)	45 (36,59)	27 (21,95)	34 (27,64)	4 (3,25)	3 (2,44)	
	E	9 (6,43)	51 (36,43)	54 (38,57)	24 (17,14)	2 (1,43)		
9	A	1 (1,53)	27 (41,54)	37 (56,92)				
	B	13 (17,81)	27 (36,99)	33 (45,21)				
	C	12 (12,63)	40 (42,11)	43 (45,26)				
	D	6 (9,09)	25 (37,88)	13 (19,70)	15 (22,73)	7 (10,61)		
	E	7 (8,86)	8 (10,13)	16 (20,25)	33 (41,77)	13 (16,46)	2 (2,53)	
10	A	24 (30,38)	51 (64,56)	4 (24,24)				
	B	13 (13,13)	62 (62,62)	24 (24,24)				
	C	18 (24,66)	28 (38,36)	25 (34,25)	2 (2,74)			
	D	16 (18,82)	32 (37,65)	31 (36,47)	6 (7,06)			
	E	31 (28,70)	57 (52,78)	20 (18,52)				

Entsprechende Vergleiche der Mittelwerte der mittleren Zottenlänge waren nicht möglich, da beim F-Test signifikante Werte errechnet wurden und deshalb wegen der großen Varianzunterschiede der Altersvergleich nicht sinnvoll war.

Zur Ergänzung seien hier Werte für den Faktor der Oberflächenvergrößerung im Pansen aufgeführt, die bei acht anderen Ruminantia-Arten gewonnen wurden. Es handelt sich nur um Stichproben, denn es wurde nur je ein Tier untersucht. Ferner wurde der Mittelwert der OVF-Bestimmungen an 17 Punkten der drei Vormägen eines *Choeropsis liberiensis* aufgeführt, der schon an anderer Stelle veröffentlicht wurde (LANGER 1971) (Tab. 14).

Tabelle 3

Capreolus capreolus

Relativer Anteil der Zotten über 4,5 mm an der Probe (in %)

Nr.	Alter	Jungmoräne										Geest									
		A		B		C		D		E		A		B		C		D		E	
		♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
1	2 a											14,50		39,21		7,69		48,46		—	
8	2 a												0,00		21,41		0,78		33,33		18,57
9	2 a												0,00		0,00		0,00		33,34		60,76
10	2 a		0,00		0,00		2,74		7,06		0,00										
5	3 a		0,00		2,65		0,00		24,37		13,89										
2	4,5 a	3,70		39,68		6,49		48,04		27,22											
4	4,5 a		0,68		45,54		3,53		0,00		44,77										
3	7 a		1,90		6,12		7,76		38,64		6,92										
6	—												0,00		31,82		0,00		39,24		12,06

	A	B	C	D	E
Zahl der Tiere	9	9	9	9	8
Mittelwert	2,3089	21,4922	3,2211	30,2756	23.0238
Standardabweichung	4,7439	19,0154	3,3292	16,9770	20.4500

Tabelle 4

Capreolus capreolus

Mittlere Zottenlänge (in mm)

Nr.	Alter	Jungmoräne A ♂	Jungmoräne A ♀	Jungmoräne B ♂	Jungmoräne B ♀	Jungmoräne C ♂	Jungmoräne C ♀	Jungmoräne D ♂	Jungmoräne D ♀	Jungmoräne E ♂	Jungmoräne E ♀	Geest A ♂	Geest A ♀	Geest B ♂	Geest B ♀	Geest C ♂	Geest C ♀	Geest D ♂	Geest D ♀	Geest E ♂	Geest E ♀
1	2 a											2,37		3,10		2,14		3,58		—	
8	2 a												1,69		2,94		1,72		2,85		2,58
9	2 a												2,34		1,92		2,01		2,83		3,82
10	2 a		1,14		1,68		1,74		1,99		1,36										
5	3 a		1,20		2,17		1,56		2,40		2,11										
2	4,5 a	2,22		3,49		2,34		3,22		2,79											
4	4,5 a		0,69		3,01		1,72		2,05		3,39										
3	7 a		1,15		1,98		1,98		3,13		2,10										
6	—												1,35		2,77		1,98		3,25		2,37

	Jungmoräne	Geest
Zahl der Proben	25	19
Mittelwert	2,11	2,51
Standardabweichung	0,7727	0,6649
t-Wert nach STUDENT	4,0483	
Signifikanz	+++ (P < 0,001)	

	A	B	C	D	E
Zahl der Tiere	9	9	9	9	8
Mittelwert	1,572	2,562	1,910	2,761	2,565
Standardabweichung	0,611	0,634	0,245	0,574	0,776

Varianzanalyse

	SA	FG	V	F	Signifikanz
Zwischen den Gruppen	9,185	4	2,296	6,617	++
Innerhalb der Gruppen	13,552	39	0,347		

SA = Summe der Abweichungsquadrate; FG = Freiheitsgrade; V = Varianz; F = Varianzenquotient; ++ = Signifikant; P < 0,01

Tabelle 5

Capreolus capreolus

Oberflächenvergrößerungsfaktor $\left(OVF = \frac{2 \times \text{Zottenfläche} + \text{Grundfläche}}{\text{Grundfläche}}\right)$

Nr.	Alter	Jungmoräne A ♂	Jungmoräne A ♀	Jungmoräne B ♂	Jungmoräne B ♀	Jungmoräne C ♂	Jungmoräne C ♀	Jungmoräne D ♂	Jungmoräne D ♀	Jungmoräne E ♂	Jungmoräne E ♀	Geest A ♂	Geest A ♀	Geest B ♂	Geest B ♀	Geest C ♂	Geest C ♀	Geest D ♂	Geest D ♀	Geest E ♂	Geest E ♀
7	0,6 a		2,70		6,31		4,63		6,02		5,93										
1	2 a											7,64		8,76		8,10		8,17		—	
8	2 a												5,54		7,66		5,55		9,55		6,77
9	2 a												5,09		5,42		5,72		6,87		6,64
10	2 a		2,88		4,30		4,03		4,08		3,50										
5	3 a		3,93		5,79		7,13		7,36		7,63										
2	4,5 a	8,44		6,23		12,33		7,28		8,88											
4	4,5 a		3,61		6,31		4,38		6,99		9,92										
3	7 a		8,52		5,25		7,27		8,34		9,66										
6	—												3,18		3,40		5,37		9,79		10,53

	Jungmoräne	Geest
Zahl der Proben	30	19
Mittelwert	6,25	6,83
Standardabweichung	2,4719	2,0431
t-Wert nach Student	1,7178	
Signifikanz	—	

	A	B	C	D	E
Zahl der Tiere	10	10	10	10	9
Mittelwert	5,153	5,943	6,451	7,445	7,718
Standardabweichung	2,296	1,534	2,458	1,673	2,262

Varianzanalyse

	SA	FG	V	F	Signifikanz
Zwischen den Gruppen	43,5312	4	10,8828	2,5319	—
Innerhalb der Gruppen	189,1246	44	4,2983		

SA = Summe der Abweichungsquadrate; FG = Freiheitsgrade; V = Varianz; F = Varianzenquotient; — = keine Signifikanz

Regionale Unterschiede

Die Wechselbeziehungen, d. h. die Korrelationen, zwischen den verschiedenen Abschnitten des Ruminoreticulums wurden ermittelt. Über die Ursache der korrelativen Zusammenhänge kann zunächst noch nichts gesagt werden.

Die Tabellen 11 und 12 zeigen die Signifikanz der Korrelationskoeffizienten gegen 0 für sämtliche Probenpaare für zwei Meßwertreihen (mittlere Zottenlänge und OVF).

Einfluß des Lebensalters

Das zur Verfügung stehende Material ist sehr ungleichmäßig über das Jahr verteilt. Auch sind die verschiedenen Altersgruppen unterschiedlich stark vertreten. Deshalb können nur Hinweise auf eventuell mögliche Zusammenhänge zwischen Alter und innerer Auskleidung des Pansens gegeben werden.

Zur Ermittlung des Korrelationskoeffizienten zwischen Lebensalter und Oberflächenvergrößerung bzw. Lebensalter und mittlerer Zottenlänge wurde in den Fällen, in denen für eine Altersklasse mehrere Tiere zur Verfügung standen, mit den aus diesen gemittelten Werten gerechnet. Alle anderen Werte wurden den Tabellen 4 und 5 entnommen.

Wegen der geringen Zahl der Wertepaare, und damit auch der Freiheitsgrade, wird darauf verzichtet, die errechneten Korrelationskoeffizienten für die *Einzel*proben wiederzugeben. Zwischen dem Lebensalter von *Capreolus c.* und dem OVF des ventralen Anteils des Ruminoreticulums (repräsentiert durch die fünf Probenentnahmestellen) ist bei meinem Material eine signifikante Korrelation zu ermitteln ($r = 0{,}5724$, $FG = 23$, $P < 0{,}01$). Dieser Befund läßt sich bei *Cervus d.* nicht bestätigen.

Die Korrelation zwischen Lebensalter und mittlerer Zottenlänge ist bei beiden Arten nicht signifikant.

Einfluß der Jahreszeit

Das von mir untersuchte Material stammte aus dem Spätherst und Winter 1967/68. In den Gebieten Schleswig-Holsteins, aus denen die Tiere stammten, traten die ersten Herbstfröste am 8. bzw. 9. November auf, in der Zeit vom 8. Dezember bis Mitte Januar 1968 waren die Reviere – mit Unterbrechungen bis zu neun Tagen – schneebedeckt.

Um bei der Beurteilung der jahreszeitlichen Änderung der inneren Auskleidung des Ruminoreticulums Verfälschungen durch sehr junge Tiere zu verhindern, wurden zur Ermittlung der Korrelationskoeffizienten zwischen den Schußmonaten und der Zottendichte bzw. der mittleren Zottenlänge und dem OVF nur folgende Tiere berücksichtigt:

Cervus d.: I, II, IV, VI und *Capreolus c.:* 1, 2, 3, 4, 5, 8, 9.

Folgende Tiere stammen aus der Zeit vor dem Ausbruch der ersten Fröste:

Cervus d.: I und *Capreolus c.:* 1 und 2.

In den Fällen, in denen mehrere Tiere pro Monat geschossen worden waren, wurde von Monats-Mittelwerten ausgegangen.

Die Befunde sind in Tabelle 13 zusammengefaßt.

Einfluß des Biotops

Die verfügbaren Individuen von *Cervus d.* stammen alle aus verschiedenen Revieren der Jungmoränenlandschaft. Die Individuen von *Capreolus c.* dagegen wurden z. T. im Bereich der Jungmoräne, teilweise auf der Geest geschossen. Es sollte mit diesem Material versucht werden, den Einfluß des Biotops auf die Auskleidung des Ruminoreticulums abzuschätzen. Mit dem t-Test können beim Reh nur die Mittelwerte der Zottenlänge signifikant zwischen beiden Herkunfts-Biotopen unterschieden werden, nicht dagegen die Mittelwerte des OVF (Tabelle 4 und 5).

Tabelle 6

Cervus dama

Absolute Häufigkeit und relativer Anteil (in %) der Längenklassen an jeder Probe

Klassengrenzen (in mm) Nr.	Probe	0,01—1,50	1,51—3,00	3,01—4,50	4,51—6,00	6,01—7,50	7,51—9,00	9,01—10,50	10,51—12,00	12,01—13,50	13,51—16,50
I	A	1 (1,08)	26 (27,96)	35 (37,63)	15 (36,13)	13 (13,98)	1 (1,08)	2 (2,15)			
	B		4 (5,00)	59 (73,75)	17 (21,25)						
	C	1 (0,63)	25 (15,72)	49 (30,82)	62 (38,99)	21 (13,21)			1 (0,63)		
	D	4 (5,00)	8 (10,00)	13 (16,25)	9 (11,25)	20 (25,00)	25 (31,25)	5 (1,25)			
	E	2 (2,47)	15 (18,52)	26 (32,10)	14 (17,28)	11 (13,58)	11 (13,58)	2 (2,47)			
III	A		24 (36,36)	33 (50,00)	9 (13,64)						
	B	2 (2,53)	63 (79,75)	14 (17,72)							
	C	2 (2,86)	13 (18,57)	48 (68,57)	6 (8,57)	1 (1,43)					
	D	2 (2,17)	40 (43,48)	46 (50,00)	2 (2,17)	2 (2,17)					
	E	1 (0,95)	37 (35,24)	57 (54,29)	10 (9,52)						
IV	A	2 (4,00)	11 (22,00)	18 (36,00)	17 (34,00)		2 (4,00)				
	B	5 (9,26)	22 (40,74)	18 (33,33)	7 (12,96)	2 (3,70)					
	C	3 (4,41)	10 (14,70)	19 (27,94)	21 (30,88)	9 (13.24)	3 (4,41)	2 (2,94)	1 (1,47)		
	D	2 (8,70)	6 (26,09)	3 (13,04)	3 (13,04)	5 (21,74)	4 (17,39)				
	E	3 (8,57)	12 (34,49)	13 (37,14)	4 (11,43)	3 (8,57)					

Tabelle 6 (Fortsetzung)

Nr.	Probe	0,01—1,50	1,51—3,00	3,01—4,50	4,51—6,00	6,01—7,50	7,51—9,00	9,01—10,50	10,51—12,00	12,01—13,50	13,51—16,50
V	A	4 (3,67)	59 (54,13)	43 (39,45)	3 (2,75)						
	B	18 (21,95)	57 (69,51)	7 (8,54)							
	C	6 (6,19)	63 (64,95)	27 (27,84)	1 (1,03)						
	D		5 (9,80)	12 (23,53)	12 (23,53)	11 (21,57)	10 (19,61)	1 (1,96)			
	E	2 (2,17)	25 (27,17)	26 (28,26)	32 (34,78)	7 (7,61)					
VI	A	3 (4,62)	13 (20,00)	20 (30,77)	16 (24,62)	12 (18,46)	1 (1,50)				
	B	1 (1,64)	42 (68,85)	16 (26,23)	1 (1,64)			1 (1,64)			
	C		20 (20,20)	28 (28,28)	23 (23,23)	21 (21,21)	7 (7,07)				
	D	3 (4,62)	15 (23,08)	17 (26,15)	12 (18,46)	6 (9,23)	7 (10,77)	5 (7,69)			
	E	3 (2,46)	41 (33,61)	32 (26,23)	18 (14,75)	21 (17,21)	5 (4,10)	2 (1,64)			
VII	A	5 (4,10)	59 (48,36)	46 (37,70)	12 (9,84)						
	B	8 (8,51)	48 (51,06)	38 (40,43)							
	C	6 (6,32)	26 (27,37)	39 (41,05)	23 (24,21)	1 (1,05)					
	D	2 (2,15)	21 (22,58)	24 (25,81)	17 (18,28)	13 (13,98)	7 (7,53)	9 (9,68)			
	E	5 (6,10)	25 (30,49)	13 (15,85)	19 (23,17)	12 (14,63)	5 (6,10)	2 (2,44)	1 (1,22)		

Klassengrenzen (in mm)

Tabelle 6 (Fortsetzung)

Nr.	Probe	0,01—1,50	1,51—3,00	3,01—4,50	4,51—6,00	6,01—7,50	7,51—9,00	9,01—10,50	10,51—12,00	12,01—13,50	13,51—16,50
VIII	A	2 (3,28)	21 (34,43)	23 (37,70)	7 (11,48)	4 (6,56)	4 (6,56)				
	B	3 (3,30)	74 (81,32)	14 (15,38)							
	C	2 (3,17)	16 (25,40)	12 (19,05)	20 (31,75)	10 (15,87)	3 (4,76)				
	D	1 (2,27)	3 (6,82)	7 (15,91)	15 (34,09)	6 (13,64)	6 (13,64)	2 (4,55)	2 (4,55)	1 (2,27)	1 (2,27)
	E		9 (11,54)	13 (16,67)	14 (17,95)	12 (15,38)	8 (10,26)	8 (10,26)	4 (5,13)	4 (5,13)	6 (7,69)

Klassengrenzen (in mm)

Diskussion

Da bei den Wildwiederkäuern definierte Fütterungbedingungen nicht gegeben sind, muß der Untersucher, wie HENSCHEL (1967) bemerkt, eine breite Streuung der gewonnenen Stichproben in Kauf nehmen.

Die indirekte Methode BROWNLEES (1956), der die abpräparierte Schleimhaut wog, ermöglichte eine Abschätzung der Ausbildung der Schleimhaut. HOFMANNS (1969, 1973) Methode, die auf die Längen- und Breitenmaße der Zotten zurückgriff, gibt zwar schon eine genauere Vorstellung als die von BROWNLEE (1956), die resorbierende Oberfläche wird aber am besten wiedergegeben durch die Ermittlung des Faktors der Oberflächenvergrößerung (OVF) (SCHNORR und VOLLMERHAUS 1967).

Diese Größe dürfte abhängig sein von der durchschnittlichen Konzentration der aus dem Ruminoreticulum resorbierbaren Substanzen, die Stoffwechselprodukte der Mikroflora und -fauna des Vormagens darstellen. Unterschiede in der Dichte der Mikroorganismen bei verschiedenen Wirten und zu verschiedenen Jahreszeiten lassen sich nach BRÜGGEMANN et al. (1967) auf die Beschaffenheit der aufgenommenen Nahrung zurückführen.

Artspezifische Besonderheiten in der inneren Auskleidung des Ruminoreticulums

Das Reh, welches als Selektierer sehr wahrscheinlich ein nährstoffreicheres Futter aufnimmt als das Damwild, weist eine signifikant stärkere Oberflächenvergrößerung — als Mittelwert der fünf untersuchten Bereiche — auf (OVF: *Cervus d.:* 5,6713 ± 2,5091, *Capreolus c.:* 6,5180 ± 2,2016). Der Nahrungsbrei tritt durch eine stärkere Ausbildung der resorbierenden Oberfläche intensiver mit der Vormagenwand in Kontakt.

In den beiden einzelnen Regionen, in denen sich der OVF von Reh- und Damwild signifikant unterscheiden läßt (Tab. 10), im ventralen Pansensack (B) und, mit schwächerer Signifikanz im Atrium

ruminis (D), liegen die Werte bei *Capreolus c.* höher als bei *Cervus d.* (Tab. 5, 9). Felber (1968) zeigte, daß bei *Capreolus c.* die Pansenflora eine größere Menge flüchtiger Fettsäuren produzierte als bei *Cervus elaphus.* Gleichsinnige Unterschiede sind auch zwischen Reh- und Damwild anzunehmen, allerdings nicht bewiesen.

Hungate et al. (1959) führen Hinweise dafür an, daß kleinere Arten ostafrikanischer Wiederkäuer gegenüber größeren gesteigerte Pansengärung aufweisen. Da das Reh kleiner als das Damwild ist, könnte sein größerer OVF-Durchschnittswert auch als Abbild intensiverer Stoffwechselvorgänge verstanden werden. Für höheren Stoffumsatz beim Reh im Gegensatz zu anderen Cerviden soll nach Prins und Geelen (1971) die Tatsache sprechen, daß bisher in seinem Pansen nur eine Protozoenart gefunden wurde – *Entodinium dubardi* (Dogiel 1927; Wertheim 1934; Giesecke 1970; Prins und Geelen 1971). Den kausalen Zusammenhang zwischen Stoffumsatz und Protozoenfauna können Prins und Geelen (1971) allerdings nicht darstellen. *Cervus dama* hebt sich mit achtzehn von Crha (1972) gefundenen Ciliaten-Arten deutlich von *Capreolus capreolus* ab.

Beim Damwild sind die Werte des Oberflächenvergrößerungsfaktors zwischen A (Saccus caecus caudoventralis), B (Saccus ruminis ventralis) und C (Saccus caecus caudodorsalis) signifikant miteinander korreliert. Dies gilt dagegen nicht für das Reh, bei dem nur die OVF-Werte für den Saccus caecus caudoventralis (A) mit denen des Saccus caecus caudodorsalis (C) signifikante Korrelationen aufweisen (Tab. 11, 12). Dieses unterschiedliche Verhalten des Saccus ruminis ventralis (B) bei beiden Arten, von denen die eine ballastreiches Futter frißt *(Cervus d.),* die andere dagegen energiereichere Nahrung selektiert *(Capreolus c.),* kann wohl so gedeutet werden, daß die von Schoenemann und Kilian (1960) und Capote und Hentges (1967) angegebene Schichtung des Futters im Pansen bei Arten, die zartes, ligninarmes Futter aufnehmen, nicht gefunden wird (Hofmann 1973). Dies ist ein Hinweis auf unterschiedliche Sortierung der Nahrungsbestandteile im Ruminoreticulum. Beim Damwild könnten durch die stärker ausgeprägte Schichtung des Nahrungsbreis relativ konstante physikalisch-chemische Unterschiede zwischen den Pansenregionen A, C und B aufgebaut und erhalten werden. Beim Rehwild ist die gesamte Pansenwand einem mehr oder weniger einheitlichen Milieu ausgesetzt, so daß lagespezifische Unterschiede in der Ausformung der Pansenoberfläche deutlicher hervortreten könnten.

Bei *Cervus d.* sind die Zotten in den nahe der Cardia gelegenen Zonen D (Atrium ruminis) und E (Reticulum) gegenüber *Capreolus c.* verlängert (Tab. 4, 8, 10).

Die Angabe der OVF-Mittelwerte aus den Rumina von je einem Einzeltier von acht Ruminantia-Arten und *Choeropsis liberiensis* zeigt, daß diese und die Mittelwerte des OVF von *Cervus d.* (5,67) und *Capreolus c.* (6,52) im gleichen Bereich liegen (Tab. 14). Leider ist das untersuchte Material unzureichend, so daß bei diesem Artvergleich keine eindeutigen Hinweise auf den Zusammenhang von Körpergröße und Stoffumsatz gewonnen werden können. Zwei der kleineren Arten der Pecora *(Muntiacus* und *Nesotragus)* zeigen sehr niedrige OVF-Mittelwerte, *Oreotragus* hingegen einen sehr hohen.

Die fünf untersuchten Regionen des Ruminoreticulums

Die resorbierende Oberfläche (OVF) reagiert recht stark auf modifikatorische Umwelteinflüsse, denn die interindividuelle Variabilität der Werte innerhalb einer untersuchten Region (statistisch ausgedrückt: „Varianz innerhalb der Gruppen") ist, verglichen mit der intraindividuellen Variabilität zwischen den fünf untersuchten Regionen („Varianz zwischen den Gruppen"), recht groß (Tab. 5, 9). Das in seiner Qualität unterschiedliche Nahrungsangebot während der Vegetationsperiode bzw. im Winter oder in verschiedenen Biotopen könnte für die Modifikation verantwortlich sein.

Die Werte der Zottendichte sollen wegen der durch die Art der Fixierung bedingten unterschiedlichen Kontraktionszustände der Pansenwand nicht zu Vergleichen mit

Tabelle 7

Cervus dama

Relativer Anteil der Zotten über 4,5 mm an der Probe (in %)

Nr.	Alter	Jungmoräne									
		A		B		C		D		E	
		♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
III	0,5 a		13,64		0,00		10,00		4,34		9,52
V	0,5 a	2,75		0,00		1,03		66,67		42,39	
VI	2 a		44,62		3,28		51,51		56,15		37,70
VIII	6,5 a		24,60		0,00		52,38		75,01		71,80
I	7 a		33,34		21,25		52,20		68,75		46,91
IV	7 a		38,00		16,66		52,94		52,17		20,00
		Geschlecht unbekannt									
VII	—	9,84		0,00		25.26		49.47		47,56	

	A	B	C	D	E
Zahl der Tiere	7	7	7	7	7
Mittelwert	23,8271	5,8843	35,0457	51,7943	39,4114
Standardabweichung	15,6417	9,1059	22,6058	23,5834	20,2227

den Ergebnissen anderer Autoren herangezogen werden. Deshalb ist die Feststellung HOFMANNS (1969), daß die Zotten im Atrium ruminis dichter stehen als in anderen Regionen des Rumens, hier nicht zu bestätigen. Das Atrium (D) ist bei meinen Messungen in bezug auf die Zottenlänge aus den anderen Bereichen herausgehoben (Tab. 4, 8).

Bei den beiden Cervidenarten ließ sich bestätigen, daß die längsten Zotten im Atrium ruminis zu finden sind (Tab. 3, 4, 7, 8), was PYTEL (1969) auch für den Wisent *(Bison bonasus)* feststellte. Die nächst längeren Zotten befinden sich im Reticulum. Nahe der Cardia treten also bei *Cervus d.* und *Capreolus c.* besonders lange Zotten auf.

Bei beiden Arten sind sowohl für die mittlere Zottenlänge als auch den OVF die Werte zwischen den caudalen Blindsäcken hochsignifikant korreliert (Tab. 11, 12). Es ist aus der topographischen Lage dieser beiden Pansendivertikel beim Damwild und Rehwild zu schließen, daß in ihnen physikalisch und chemisch ähnliche Bedingungen herrschen. Beide Bereiche werden von gleichmäßig beschaffenem Futterbrei umspült

Altersabhängigkeit der inneren Auskleidung des Ruminoreticulums

Es ist bemerkenswert, daß bei *Capreolus c.* der OVF mit dem Alter hochsignifikant zusammenhängt ($r=0{,}5724$, $FG=23$, $P<0{,}01$). Ältere Tiere haben demnach eine größere relative innere Pansenoberfläche als jüngere. Das gilt zum mindesten für die untersuchten weiter ventral gelegenen Abschnitte des Ruminoreticulums. Es ist bisher nicht festgestellt worden, wann das Organwachstum des Ruminoreticulums abgeschlossen ist (HOFMANN 1969). Ein größeres Volumen bei älteren Tieren könnte mehr Nahrungsbrei hältern als es bei jüngeren möglich wäre. Die zusätzlich anfallenden resorbierbaren Stoffe machen die Vergrößerung der Panseninnenfläche sinnvoll.

OH et al. (1972) zeigten, daß beim Lamm vom 1. bis zum 150. Lebenstage die Konzentration der flüchtigen Fettsäuren im Ruminoreticulum zunimmt. Bevor die

Tabelle 8

Cervus dama

Mittlere Zottenlänge (in mm)

Nr.	Alter	Jungmoräne									
		A		B		C		D		E	
		♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
III	0,5 a		2,67		1,74		2,82		2,40		2,59
V	0,5 a	2,13		1,32		1,87		4,87		3,28	
VI	2 a		3,64		2,05		4,02		4,03		3,46
VIII	6,5 a		3,06		1,69		3,70		5,43		6,37
I	7 a		3,40		3,25		3,79		5,11		4,09
IV	7 a		3,25		1,51		4,00		3,99		2,67
Geschlecht unbekannt											
VII	—		2,31		1,99		2,80		4,23		3,67

	A	B	C	D	E
Zahl der Tiere	7	7	7	7	7
Mittelwert	2,923	1,936	3,286	4,294	3,733
Standardabweichung	0,568	0,633	0,810	1,003	1,278

Varianzanalyse

	SA	FG	V	F	Signifikanz
Zwischen den Gruppen	23,285	4	5,82125	8,986	++
Innerhalb der Gruppen	19,434	30	0,64780		

SA = Summe der Abweichungsquadrate, FG = Freiheitsgrade; V = Varianz; F = Varianzquotient; ++ = Signifikanz; $P < 0{,}01$

Fettsäuren das Abomasum erreichen, werden sie bereits weitgehend im Pansen resorbiert. Zwischen dem 150. Lebenstage und dem Alter von 7 Jahren nimmt der relative Gewichtsanteil des Magens gegenüber dem gesamten Verdauungstrakt nur unbedeutend zu (Oh et al. 1972). Leider liegen keine genauen Angaben über Unterschiede der intraruminalen Konzentration resorbierbarer Inhaltsstoffe bei erwachsenen Tieren unterschiedlichen Alters vor.

Jahreszeitliche Änderungen der inneren Auskleidung des Ruminoreticulums

Der Nährstoffgehalt und die physikalische Beschaffenheit der Nahrung von Wildwiederkäuern ändert sich mit dem Jahresverlauf. So nimmt die Verdaulichkeit der im Futter enthaltenen Gesamtenergie nach Wallace et al. (1972) von Juni über Juli, September bis Dezember von 70 über 60, 50 bis 43 % ab. Die Versuche wurden an Ochsen auf sandigen Weideflächen Ost-Colorados (USA) angestellt. Beim Reh wiesen Drozdz und Osiecki (1973) nach, daß die Trockensubstanz des Futters im Winter (Januar) den niedrigsten Wert der Verdaulichkeit erreicht.

Der Korrelationskoeffizient zwischen dem OVF und den Schußmonaten deutet an, daß beim Reh in der Zeit nach dem Jahreswechsel die Kontaktfläche zwischen Nahrungsbrei und Magenwand geringer ist als im Sommer und Herbst (Tab. 13). Resorbierbare Fettsäuren und NH_3 können zu dieser Zeit nur in geringer Menge produziert

Tabelle 9

Cervus dama

Oberflächenvergrößerungsfaktor (OVF = $\frac{2\times \text{Zottenfläche} + \text{Grundfläche}}{\text{Grundfläche}}$

Nr.	Alter	Jungmoräne A ♂	A ♀	B ♂	B ♀	C ♂	C ♀	D ♂	D ♀	E ♂	E ♀
III	0,5 a		4,53		4,45		3,56		4,21		4,23
V	0,5 a	4,58		3,31		4,21		5,11		3,86	
II	1 a	1,97		2,26		2,45		6,12		4,20	
VI	2 a		6,49		4,46		10,03		5,80		7,72
VIII	6,5 a		4,31		3,59		6,29		5,77		9,70
I	7 a		8,31		8,08		14,12		10,73		7,84
IV	7 a		3,79		3,65		7,65		4,30		6,36
		Geschlecht unbekannt									
VII	—	5,32		4,18		5,39		7,75		6,17	

	A	B	C	D	E
Zahl der Tiere	8	8	8	8	8
Mittelwert	4,913	4,248	6,713	6,224	6,260
Standardabweichung	1,880	1,707	3,837	2,139	2,091

Varianzanalyse

	SA	FG	V	F	Signifikanz
Zwischen den Gruppen	34,711	4	8,678	1,441	—
Innerhalb der Gruppen	210,818	35	6,023		

SA = Summe der Abweichungsquadrate, FG = Freiheitsgrade, V = Varianz, F = Varianzquotient, — = keine Signifikanz

Tabelle 10

Cervus dama **und** ***Capreolus capreolus***

Signifikanzprüfung der Wert-Unterschiede in den fünf untersuchten Panzenregionen

	Mittlere Zottenlänge t	FG	SIG	OVF t	FG	SIG
A	1,351	14	—	0,4248	16	—
B	5,1393	14	+++	16,1619	16	+++
C		0		0,3167	16	—
D	10,0682	14	+++	3,9350	16	++
E	3,4444	13	++	0,2905	15	—

t = Wert nach Student, FG = Freiheitsgrade, SIG = Signifikanz, 0 = F-Test signifikant, — = keine Signifikanz, ++ = Signifikanz, P < 0,005, +++ = Signifikanz, P < 0,001

werden, da nach Esser (1958) die Winteräsung des Rehwildes besonders reich an Rohfaser und arm an Rohprotein und N-freien Extraktstoffen ist. Es ist anzunehmen, daß die Verminderung des OVF eine Reaktion auf die geringere Konzentration resorbierbarer Stoffe im Nahrungsbrei darstellt. Die Fröste, der Schnee und evtl. auch andere, schwerer erfaßbare Klimawerte des Winters könnten Steigerung des Ligningehaltes der Nahrung und Minderung der Verdaulichkeit bewirken (Short et al. 1966; Brüggemann et al. 1967; Feustel 1967; Henschel 1967; Wallace et al. 1972).

Diese Feststellungen sind vor allem beim Damwild, bei dem keine signifikante Korrelation zwischen Jahreszeit und dem OVF zu ermitteln war (Tab. 13), aber auch beim Rehwild mit größter Vorsicht zu bewerten, da in den gepflegten Revieren das Wild im Winter zeitweise zugefüttert wurde und so eine Kost aufnehmen konnte, welche weniger schwerverdauliche Nahrungsbestandteile enthielt.

Der Einfluß des Biotops auf die innere Auskleidung des Ruminoreticulums von *Capreolus capreolus*

Auch bei diesem Abschnitt der Untersuchung war der systematische Fehler nicht vermeidbar. Er wurde aber dadurch möglichst niedrig gehalten, daß das 7 Jahre alte Tier Nr. 3 und das sehr junge Tier Nr. 7 nicht bei dem Biotopvergleich berücksichtigt wurde. Leider war das Alter des Tieres Nr. 6 von der Geest bei Rickling nicht zu ermitteln. Von den vier Tieren der Geest-Gruppe waren also mindestens drei 2 Jahre alt, die Tiere von der Jungmoräne zählten 2, 3 und 4,5 Jahre.

Tabelle 11

Cervus dama

Korrelationskoeffizient, Signifikanz gegen 0,
Zusammenhänge zwischen den Proben-Entnahmestellen

mittlere Zottenlänge

	B		C		D		E	
	r	SIG	r	SIG	r	SIG	r	SIG
A	0,4825	—	0,9407	+++	0,0929	—	0,1550	—
B			0,4156	—	0,2376	—	0,1529	—
C					0,1167	—	0,2444	—
D							0,7264	—

5 Freiheitsgrade

OVF

	B		C		D		E	
	r	SIG	r	SIG	r	SIG	r	SIG
A	0,9117	+++	0,8644	+++	0,6801	—	0,4756	—
B			0,8514	+++	0,7577	++	0,3996	—
C					0,6601	—	0,6499	—
D							0,3700	—

6 Freiheitsgrade

r = Korrelationskoeffizient, SIG = Signifikanz, — = keine Signifikanz,
++ = Signifikanz, $P < 0{,}05$, +++ = Signifikanz, $P < 0{,}01$

Tabelle 12

Capreolus capreolus

Korrelationskoeffizient, Signifikanz gegen 0,
Zusammenhänge zwischen den Proben-Entnahmestellen

mittlere Zottenlänge

	B		C		D		E	
	r	SIG	r	SIG	r	SIG	r	SIG
A	0,2943	—	0,7024	++	0,6777	++	0,5067	— ×
B			0,4520	—	0,4411	—	0,3575	— ×
C					0,7587	++	0,2852	— ×
D							0,1559	— ×

7 Freiheitsgrade, (× : 6 Freiheitsgrade)

OVF

	B		C		D		E	
	r	SIG	r	SIG	r	SIG	r	SIG
A	0,4674	—	0,9162	+++	0,4391	—	0,3302	— ×
B			0,4718	—	0,1832	—	0,1354	— ×
C					0,5228	—	0,4709	— ×
D							0,7267	— ×

6 Freiheitsgrade (× : 5 Freiheitsgrade)

r = Korrelationskoeffizient, SIG = Signifikanz, — = keine Signifikanz,
++ = Signifikanz, $P < 0,05$, +++ = Signifikanz, $P < 0,01$

Geest und Jungmoräne weisen auch heute, trotz starker Beeinflussung durch den Menschen, unterschiedliche Vegetation auf. Die Jungmoräne mit kalkreichen Böden trägt Buchenwald mit relativ wenig Unterholz und einer reichen Krautschicht, in trockenen Regionen sind den Buchen Eichen beigemischt, in feuchten Senken finden sich auch Erlen und Eschen. Die Geest trägt heute in ihrem bewaldeten Teil meist Kiefern- und Fichtenbestände, auf den Altmoränen finden sich aber auch Eichen-Hainbuchen- und Eichen-Birkenwälder. In den natürlichen, lichten Wäldern ist die Strauchschicht reich (Schott 1956). Sowohl auf der Jungmoräne als auch auf der Geest stehen in den Knicks „unterholzreiche Waldränder" zur Verfügung.

Signifikant unterscheiden sich die Mittelwerte der mittleren Zottenlänge ($P<0,001$) (Tab. 4) zwischen den beiden Biotopen, nicht dagegen die Mittelwerte des Oberflächenvergrößerungsfaktors (Tab. 5). Aus meinem Material entsteht der Eindruck, daß die Geesttiere längere Zotten haben. Stärker strukturiertes Futter scheint die Zottenlänge zu vergrößern. Wenn auch das Reh sein Futter selektiert, so kann doch angenommen werden, daß die Futterzusammensetzung sich zwischen Geest- und Jungmoränentieren unterscheidet und einen Einfluß auf die innere Pansenauskleidung ausübt.

Es sei nochmals ausdrücklich darauf hingewiesen, daß auch der Einfluß des Alters in dem signifikanten Unterschied der Zottenlänge mit widergespiegelt werden kann! Zur Klärung dieser Frage müßte ein sehr viel größeres Material untersucht werden.

Wenn beim Vergleich der beiden Rehpopulationen der OVF sich nicht signifikant unterscheidet, so könnte das ein Hinweis darauf sein, daß der OVF innerhalb der Art weniger starken, von der Futterverdaulichkeit abhängigen Schwankungen ausgesetzt ist als die Zottenlänge. Schlecht verdauliches Futter bleibt länger im Rumino-

Tabelle 13

Cervus dama* und *Capreolus capreolus

Korrelation zwischen der Jahreszeit, in der die Tiere geschossen wurden (Monate), und den zwei Zottenmaßen

	r	FG	Signifikanz
	Cervus dama		
mittlere Zottenlänge	— 0,4080	8	—
Oberflächenvergrößerungsfaktor	— 0,4747	13	—
	Capreolus capreolus		
mittlere Zottenlänge	— 0,3675	22	—
Oberflächenvergrößerungsfaktor	— 0,4496	22	+

r = Korrelationskoeffizient, FG = Freiheitsgrade, — = keine Signifikanz, + = Signifikanz, $P < 0{,}05$

reticulum liegen als gut verdauliches. Das durchschnittliche Angebot im Pansen an resorbierbaren Substanzen könnte trotz unterschiedlicher Futterqualität ähnlich sein. Bei Individuen einer Art aus unterschiedlichen Lebensräumen könnte daher ein nur wenig um einen u. U. artcharakteristischen Mittelwert schwankender OVF auftreten.

Die Befunde können aber auch darauf hinweisen, daß sich durch den Einfluß, den der Mensch auf die Lebensräume der Tiere ausübt, die physiologischen Gegebenheiten in den Pansen der Bewohner beider Biotope einander angleichen. Vor allem die Pflege der Reviere, die Beifütterung des Wildes und der Anbau von Raps, Rüben, Klee und anderen vom Wild gerne angenommenen Kulturpflanzen sowohl auf der Jungmoräne als auch auf der Geest dürfte ausgleichend wirken.

Tabelle 14

Oberflächenvergrößerungsfaktoren aus den Reticulorumina von acht Ruminantia und *Choeropsis liberiensis*

$$\left(\text{OVF} = \frac{2 \times \text{Zottenlänge} + \text{Grundfläche}}{\text{Grundfläche}}\right)$$

Art	Geschlecht	Alter	OVF
1. *Tragulus meminna*	♀	?	4,02
2. *Muntiacus muntjak*	♂	?	3,48
3. *Rangifer tarandus*	♂	4 a	8,95
4. *Okapia johnstoni*	♀	adult	5,34
5. *Nesotragus moschatus*	♀	?	3,74
6. *Oreotragus oreotragus*	♀	adult	7,58
7. *Ovis aries*	?	?	4,10
8. *Ovibos moschatus*	♂	?	6,86
9. *Choeropsis liberiensis*	♂	adult	3,32

Zusammenfassung

In fünf Regionen des Ruminoreticulums von acht Stück Damwild und zehn Rehen wird die Zottendichte, die mittlere Zottenlänge und der Oberflächenvergrößerungsfaktor (OVF) bestimmt.

Die Werte der Zottendichte lassen sich wegen der unterschiedlichen Kontraktionszustände, in denen die Proben aus der Pansenwand fixiert wurden, nicht vergleichen und werden deshalb nicht diskutiert.

Für die Werte der mittleren Zottenlänge und des OVF wird ermittelt, ob sie charakteristisch für beide Cervidenarten sind und wie sich die fünf geprüften Regionen voneinander unterscheiden. Weiter wird der Einfluß des Lebensalters sowie der Zeit, in der die Tiere erlegt wurden, und der des Biotops, in dem sie lebten, geprüft und diskutiert:

1. Das Reh hat eine im Mittel der fünf untersuchten Regionen gegenüber dem Damwild signifikant vergrößerte resorbierende Oberfläche.
2. Beim Damwild sind die Werte für den Oberflächenvergrößerungsfaktor in dem caudodorsalen und caudoventralen Pansenblindsack sowie im ventralen Pansensack signifikant miteinander korreliert, beim Rehwild nur die beiden caudalen Pansenblindsäcke. U. U. werden beim Damwild durch stärker als beim Reh ausgebildete Schichtung des Nahrungsbreis relativ konstante physikalisch-chemische Unterschiede zwischen den verschiedenen Pansenregionen ausgebildet und erhalten.
3. Im Atrium ruminis hat *Capreolus c.* zwar eine größere resorbierende Oberfläche (größeren OVF) als *Cervus d.*, das Damwild aber besitzt in diesem Abschnitt längere Zotten als das Reh.
4. Die längsten Zotten aller fünf geprüften Regionen stehen bei beiden Arten im Atrium ruminis.
5. Beim Reh haben ältere Tiere in den untersuchten, mehr ventral gelegenen fünf Bezirken eine signifikant größere relative innere Oberfläche als jüngere. Diese Feststellung läßt sich an Hand meines Materials nicht für das Damwild bestätigen.
6. Beim Reh scheint der OVF mit fortschreitendem Winter abzunehmen. Auch diese Feststellung ist für das Damwild nicht zu bestätigen.
   Es bestehen hier große Fehlermöglichkeiten, z. B. durch den Eingriff des Menschen in die Reviere und durch die wenigen untersuchten Individuen.
7. Die auf der Geest geschossenen Rehe haben längere Zotten als die von der Jungmoräne. Unterschiede zwischen den OVF-Werten waren nicht signifikant.

Zur endgültigen Klärung der Fragen müßte ein sehr viel größeres Material untersucht werden.

Summary

Studies of the internal lining of the ruminoreticulum in roe deer (Capreolus capreolus) and fallow deer (Cervus dama)

In five regions of the ruminoreticulum of eight individuals of fallow deer and of ten roe deer the following data are measured: density and average length of the papillae and the factors of increase in surface area (Oberflächenvergrößerungsfaktor = OVF).

Values of papillar density cannot be compared and are not discussed since the pieces of the ruminoreticular wall had been fixed under different contractions.

It is investigated whether average length of papillae and OFV show characteristic values for both deer species. Influences of age as well as of the seasons in which animals have been shot and of their biotope are examined and discussed:

1. In roe deer the resorbing surface of the five examined ruminoreticular regions has higher mean values than in fallow deer.
2. In fallow deer the factors of increase in surface area (OVF) in the saccus caecus caudodorsalis and caudoventralis as well as in the saccus ruminis ventralis can be correlated significantly. Only caudal blindsacs can be correlated in roe deer. In fallow deer the ruminoreticular contents may be better stratified than in roe deer and relatively constant physical and chemical differences between the ruminoreticular regions can be formed and maintained.
3. *Capreolus c.* shows a greater resorbing surface (greater OVF) than *Cervus d.* in the atrium ruminis. On the other hand fallow deer have longer papillae in this region than roe deer.
4. The longest papillae of the five examined regions can be found in the atrium ruminis in both species.
5. In the five regions that are situated more ventrally older roe deer show significantly greater relative internal surface than younger individuals. This has not been confirmed for fallow deer.

6. In roe deer the OVF seems to decrease during winter. This has not been confirmed for fallow deer.
   These values can be influenced by man's activities in the habitat or the low number of individuals inspected during this work.
7. Roe deer shot on the „Geest" (consisting of „Sander", dry land formed by near-glacial deposits of the Weichsel glaciation and the „Altmoräne", washed-out terminal moraine of the Saale glaciation) have longer papillae than those from the „Jungmoräne" (terminal moraine of the Weichsel glaciation). No significant differences between the factors of surface enlargement could be found for animals of both biotopes.

To clear up all arising questions definitely it is necessary to examine more specimens.

Literatur

Brownlee, A. (1956): The development of rumen papillae in cattle fed on different diets. Brit. Vet. J. **112**, 369—375.

Brüggemann, J.; Giesecke, D.; Walser-Kärst, K. (1967): Beiträge zur Wildbiologie und vergleichenden Tierphysiologie. II. Mikroorganismen im Pansen von Rothirsch *(Cervus elaphus)* und Reh *(Capreolus capreolus)*. Z. Tierphysiol., Tierernährg. u. Futtermittelkde. **23**, 143—151.

Cadman, W. A. (1971): The Fallow Deer. Forestry Commision Leaflet, No. 52. H. M.'s Stationery Office, London.

Capote, F. A.; Hentges, J. F. (1967): Diet effect on ruminant forestomach structure. Ceiba **13**, 9—37.

Crha, J. (1972): Rumen ciliates in fallow deer *(Dama dama L.)* in Námest Preserve. Acta Vet. Brno **41**, 355—362.

Dogiel, V. A. (1927): Monographie der Familie Ophrioscolicidae, I. Arch. Protistenk. **59**, 1—288.

Drozdz, A.; Osiecki, A. (1973): Intake and digestibility of Natural feeds by roe-deer. Acta Theriologica **18**, 81—91.

Esser, W. (1958): Beitrag zur Untersuchung der Äsung des Rehwildes. Z. Jagdwiss. **4**, 1—40.

Felber, L. (1968): Studien in vitro über die Aktivität der Mikroorganismen aus dem Pansen von Rothirsch *(Cervus elaphus)* und Reh *(Capreolus capreolus)*. Diss. med.-vet. München.

Feustel, G. (1967): Vergleichende Untersuchungen am Verdauungstrakt von Rothirsch *(Cervus elaphus)* und Reh *(Capreolus capreolus)* post mortem unter besonderer Berücksichtigung der Gerüstkohlenhydrate und des Ligningehaltes der Ingesta. Diss. med.-vet. München.

Giesecke, D. (1970): Comparative microbiology of the alimentary tract. Physiology of Digestion and Metabolism in the Ruminant. Oriel Press, Newcastle/Tyne, 306—318.

Heidemann, G. (1971): Beitrag zur Biologie des Damhirsches *(Cervus dama* Linné 1758). Diss. rer. nat. Kiel. Erschienen unter dem Titel „Zur Biologie des Damwildes". Mammalia depicta, Heft 9, Beihefte zur „Z. Säugetierkunde" (1973).

Henschel, P. (1967): Untersuchungen am Verdauungstrakt des Rothirsches *(Cervus elaphus)* post mortem unter besonderer Berücksichtigung pflanzlicher Faser im Pansen, Caecum und Colon. Diss. med.-vet. München.

Hofmann, R. R. (1968): Comparison of the rumen and omasum structure in East African ruminants in relation to their feeding habits. Symp. Zool. Soc. London **21**, 179—194.

— (1969): Zur Topographie und Morphologie des Wiederkäuermagens im Hinblick auf seine Funktion. Zbl. Vet. Med., Beiheft 10.

— (1973): The ruminant stomach. Stomach structure and feeding habits of East African game ruminants. Nairobi: East African Literature Bureau.

Hungate, R. E.; Phillipson, G. D.; Mac Gregor, A.; Hungate, D. P.; Buechner, H. K. (1959): Microbial fermentation in certain mammals. Science **130**, 1192—1194.

Klötzli, F. (1965): Qualität und Quantität der Rehäsung. Veröff. Geobot. Inst. ETH Zürich **38**, 1—186.

Koller, D. (1961): Untersuchungen über den Panseninhalt des Rehwildes zum Verbiß- und Schälproblem. St. Hubertus **10/12**, 1—12.

Langer, P. (1971): Vergleichend-anatomische Untersuchungen am Magen der Artiodactyla (Owen 1848). Diss. rer. nat. Kiel. Im Druck: Gegenb. Morph. Jb. **119**, 514—561, 633—695 (1973).

Oh, J. H.; Hume, I. D.; Torell, D. T. (1972): Development of microbial activity in the alimentary tract of lambs. J. Anim. Sci. **35**, 450—459.

Prins, R. A.; Geelen, M. J. H. (1971): Rumen characteristics of red deer, fallow deer, and roe deer. J. Wildlife Mgmt. **35**, 673—680.

Pytel, S. M. (1969): Morphology of digestive tract of the European Bison. Acta Theriol. **14**, 349—402.
Schnorr, B.; Vollmerhaus, B. (1967): Das Oberflächenrelief der Pansenschleimhaut bei Rind und Ziege. Zbl. Vet.-med. **A 14**, 93—104.
Schoenemann, K.; Kilian, E. F. (1960): Amidfütterung. Arch. Tierernährung **10**, 37—80.
Schott, C. (1956): Die Naturlandschaften Schleswig-Holsteins. Neumünster: Wachholtz.
Short, H. L.; Medin, D. E.; Anderson, A. E. (1966): Seasonal variations in volatile fatty acids in the rumen of the mule deer. J. Wildlife Mgmt. **30**, 466—470.
Suida, A.; Zurowski, W.; Suida, H. (1969): The food of the roe deer. Acta Theriol. **14**, 247—262.
Ueckermann, E.; Hansen, P. (1968): Das Damwild. Naturgeschichte, Hege und Jagd. Hamburg und Berlin: Parey.
Wallace, J. D.; Hyder, D. N.; Knox, K. L. (1972): Water metabolism in sheep fed forage rations differing in digestibility. Am. J. Vet. Res. **33**, 921—927.
Wertheim, P. (1934): Über die Beschaffenheit der Infusorienfauna von *Capreolus capreolus.* Zool. Anz. **106**, 67.

Anschrift des Verfassers: Dr. Peter Langer, Zentrum für Anatomie und Cytobiologie der Justus-Liebig-Universität, D-63 Gießen, Friedrichstraße 24

Haltung von Rehen (*Capreolus capreolus* L.) zu Versuchszwecken

Von D. Eisfeld

Aus dem Institut für Tierphysiologie der Universität München
Direktor: Prof. Dr. Dr. Dr. h. c. mult. J. Brüggemann

Eingang des Ms. 3. 12. 1973

Einleitung

Die Erforschung der Biologie von Wildtieren sollte möglichst unter natürlichen Bedingungen, also an freilebenden Populationen, erfolgen. Für viele Fragestellungen wirft das aber unlösbare technische Probleme auf. In solchen Fällen ist man auf Untersuchungen an Tieren angewiesen, die unter kontrollierbaren Bedingungen gehalten werden, wenn man nicht ganz auf entsprechende Information verzichten will.

Die Physiologie des Rehes, einer der wichtigsten einheimischen Wildarten, ist bisher kaum bearbeitet worden. Wir befassen uns mit seinem Proteinstoffwechsel, um die Frage des Eiweißbedarfs zu klären (Eisfeld 1973). Solche Daten sind für die vergleichende Physiologie interessant (die nächstverwandten gut untersuchten Arten sind die Hauswiederkäuer Rind und Schaf). Sie können aber auch dazu beitragen, ökologische Fragen zu klären, etwa die nach der Rolle des Eiweißes als Qualitätsmerkmal natürlicher Äsung und damit möglicherweise als Faktor der Bestandsregulierung.

Zur Ermittlung des Proteinbedarfs führen wir Stickstoff-Bilanzen (Messung der N-Aufnahme über die Nahrung und der N-Abgaben über den Kot und den Harn) an Rehen durch. Voraussetzung für derartige Versuche ist die Beherrschung der Hal-

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 190—199
© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

tung dieser Tiere. Rehe gelten in der Zoo- und Wildgehegepraxis als heikle Pfleglinge, die vielerorts nicht lange aushalten. Sie sind zudem leicht erregbare Tiere und aus diesem Grund nicht gerade für Experimente prädestiniert. Hinzu kommt, daß die Versuche es erfordern, in mancher Hinsicht bewußt von optimalen Haltungsbedingungen abzugehen. Trotzdem sind, nach anfänglichen Schwierigkeiten, die Probleme der Haltung von Rehen zu Versuchszwecken jetzt zufriedenstellend gelöst. Es dürfte von Interesse sein, über die dazu vorliegenden Erfahrungen zu berichten.

Tiermaterial

Seit Februar 1970 waren insgesamt 68 Rehe in unserer Pflege. 37 davon kamen als Adulte oder als entwöhnte Kitze an das Institut, und zwar z. T. aus freier Wildbahn, z. T. aus kleinen Gehegen. Dabei erwies sich die Eingewöhnung von wilden Rehen als nicht schwieriger als die von Gehegerehen. 25 weitere Rehe waren als wenige Tage alte Kitze aus der freien Wildbahn an das Institut gekommen und mit Milchaustauschfuttern aufgezogen worden (Drescher-Kaden et al. 1972). Sie wurden nach der Entwöhnung in die Eiweißversuche einbezogen. 6 Kitze stammten aus eigener Zucht.

Unterbringung

a. Gehege

Rehe, die nicht in intensiven Versuchen stehen, insbesondere die Zuchttiere, sind in vier nebeneinanderliegenden Gehegen von je 96 m² Größe untergebracht (Abb. 1). Die Gehege sind mit Maschendraht, der bei den Außenzäunen 2,5 m, bei den Zwischenzäunen 2 m hoch ist, umgeben. Die Bodengestaltung erfolgte nach Vorschlägen aus dem Zoo Hannover (Dittrich et al. 1966). Der größte Teil ist mit Schotter bedeckt, in den feiner Kalksand eingeschwemmt wurde. An den stark belaufenen Streifen entlang der Zäune sind Platten verlegt. Etwas Gefälle und ein Einlauf mit Sickergrube sorgen für den Ablauf des Regenwassers. 12 m² pro Gehege sind als Sandbett zum Liegen der Tiere hergerichtet. Weitere 12 m² nimmt der halboffene Stall ein, dessen Wand gegen das Gehege (Osten) hin nur aus Maschendraht besteht. Sein Dielenboden bleibt in der Regel ohne Einstreu. Das Futter wird im Stall hinter einer hängenden Klappe angeboten, die die Tiere beim Fressen zurückdrücken. Dadurch wird das Futter vor Vögeln und Nagern geschützt. Der Stall dient auch als Fang, in dem die Tiere, z. B. zum Wiegen, in eine Kiste gedrückt werden können. Benachbarte Gehege können durch zwei Türen (Abb. 1) miteinander verbunden werden. Es entsteht dann eine Rundlaufmöglichkeit, die den Rehen gestattet, voreinander auszuweichen. Das ist besonders während der Brunftzeit notwendig. Wir halten von Juli (kurz vor der Brunftzeit) bis Februar (kurz vor dem Fegen der Böcke) die Rehe in Gruppen (1 Bock, 1–2 Geißen mit deren Kitzen) in je einem Doppelgehege zusammen. Zum Setzen der Kitze und für die ersten Aufzuchtwochen bekommt jede Geiß ein Gehege für sich.

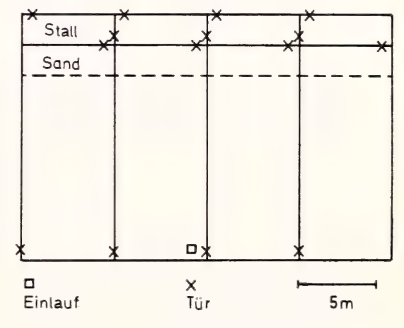


Abb. 1. Gehegegrundriß

Die Gehege haben sich gut bewährt. Sie lassen sich leicht von Kot reinigen, verschlammen nicht und machen Klauenpflege überflüssig.

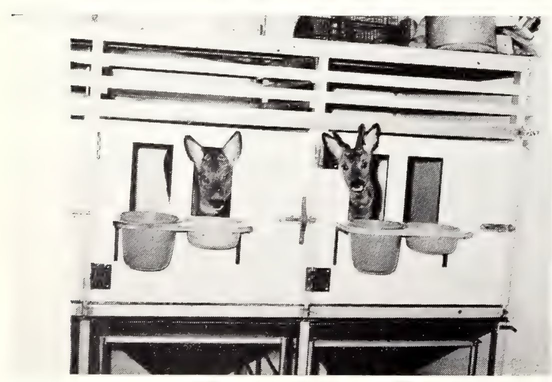
b. Stallboxen

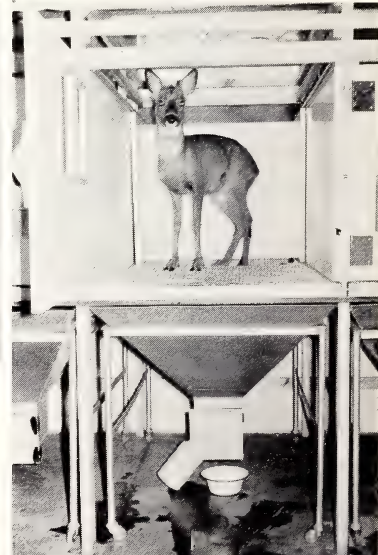
Zur Gewöhnung an engen Kontakt mit Menschen oder für Versuche, bei denen nicht die Ausscheidungen gesammelt werden müssen (z. B. Verzehrsmessungen), werden die Tiere einzeln in Stallboxen gehalten. Der Boden besteht aus Beton ohne Einstreu, um unerwünschte Strohaufnahme auszuschalten. Zum Liegen steht den Tieren eine Kunststoffmatte von knapp 1 m² Größe zur Verfügung. Bei Boxen ab 3 m² Größe reicht der Schalenabrieb auf dem Betonboden, bei kleineren Boxen muß ab und zu Klauenpflege betrieben werden.

Futter und Wasser werden auf einem Futtertisch außerhalb der Box angeboten, den das Tier durch eine Luke in der Käfigwand mit dem Kopf erreichen kann. Die Luke ist in ihrer Höhe verstellbar, um einerseits Tieren mit wachsenden Geweihen genügend Spielraum zu geben, andererseits aber auch die Ausbruchswahrscheinlichkeit gering halten zu können. Ausbruchsicher kann eine Luke, die den Kopf eines Bockes mit gutem Geweih durchläßt, nicht sein, da sich bei uns erwachsene Rehe schon durch Luken von 16 cm Breite und 20 cm Höhe gezwängt haben. Eingewöhnte Tiere versuchen solche Ausbrüche aber nur in Ausnahmesituationen.

c. Stoffwechselkäfige

Für Bilanzversuche, bei denen es auf verlustloses Sammeln von Kot und Harn ankommt, werden die Rehe in Stoffwechselkäfigen (Abb. 2 und 3) gehalten. Eine Batterie von fünf solchen Käfigen steht auf Stelzen 88 cm über dem Stallboden. Der ganze Boden jedes Käfigs (80×150 cm) besteht aus starkem, quadratischem Drahtgeflecht mit einer Maschenweite von 15 mm. Die Exkremente fallen durch den Drahtboden in einen die ganze Käfiggröße einnehmenden Sammeltrichter (Abb. 4). Unten im Sammeltrichter rollt der Kot über ein schräges Sieb nach vorn in ein Sammelgefäß, der Harn tropft durch das Sieb in ein anderes Gefäß. Der Kot (solange er geformt ist) kann so vollständig gesammelt werden. Dagegen trocknet ein Teil des Harns an den großen Oberflächen des Drahtbodens und des Trichters ein. Zur Abschätzung dieser Verluste werden Käfig und Trichter täglich mit einer kleineren





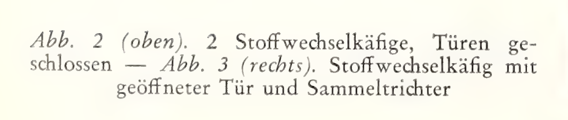


Abb. 2 (oben). 2 Stoffwechselkäfige, Türen geschlossen — *Abb. 3 (rechts).* Stoffwechselkäfig mit geöffneter Tür und Sammeltrichter

Wassermenge (knapp zwei Liter) nachgewaschen, das Waschwasser wird gesammelt und auf seinen Kreatiningehalt untersucht. Kreatinin ist eine für den Harn typische, leicht bestimmbare Substanz, die auch ohne Konservierung nur langsam bakteriell abgebaut wird. Aus der Menge Kreatinin im Waschwasser und der Kreatininkonzentration im Harn läßt sich der Harnverlust berechnen.

Zur Säuberung des Käfigs wird der Insasse durch eine Schiebetür in den Nachbarkäfig hinübergelassen. Der Drahtrost ist nach vorn herausziehbar, der Sammeltrichter steht auf Rädern und kann ebenfalls nach vorn herausgezogen werden. Die Türen an der Vorderwand des Käfigs sind mit Futterluken und Futtertischen ausgerüstet. Zum Wiegen oder sonstigen Manipulationen lassen wir die Tiere aus dem Käfig auf den Stallboden springen, in einen kleinen Fang und von dort in eine Kiste laufen. Die Kiste kann wieder an den Käfig herangehoben werden, um die Tiere zurückzubringen.

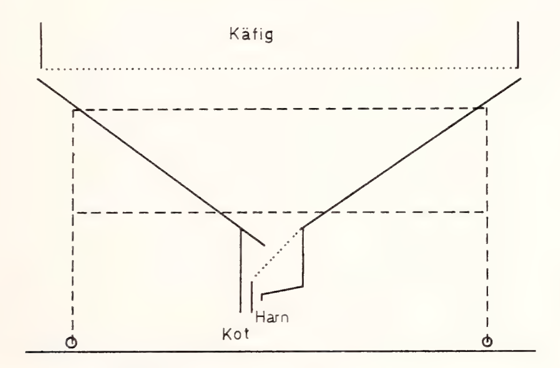


Abb. 4. Sammeltrichter (medianer Längsschnitt) mit Fahrgestell (gestrichelt, Aufsicht). Siebe gepunktet

Die Versuchstiere leben monatelang (in einem Fall waren es fast zwei Jahre) ununterbrochen in den Stoffwechselkäfigen, sie sind daher an sie und an die tägliche Säuberung völlig gewöhnt. Damit wird vermieden, daß die Stoffwechselversuche Ausnahmesituationen für die Tiere darstellen. Der einzige sichtbare Schaden, der bei dieser Haltung auftritt, ist das Auswachsen der Klauen. Er kann durch Beschneiden leicht behoben werden.

Futter

Bei ernährungsphysiologischen Experimenten kommt es darauf an, die aufgenommene Nahrung möglichst genau quantitativ und qualitativ zu erfassen. Das ist am ehesten bei pelletierten Alleinfuttern mit überschaubarer Zusammensetzung aus einfachen, möglichst gut definierten Komponenten zu erreichen. Durch Verwendung derartiger Futter muß in Kauf genommen werden, daß diese Nahrung stark von natürlicher Äsung des Rehwildes abweicht.

In den Versuchsfuttermischungen kommen als Energieträger Tapiokamehl, wenn es um die Herstellung von Protein-Mangel-Diäten geht, oder verschiedene Getreidearten (Mais, Gerste, Hafer), wenn der Proteingehalt höher sein darf, zum Einsatz. Zusätzlich wird in allen Fällen Rindertalg (der auch die Konsistenz der Pellets verbessert) verwendet, aber nur in solchen Mengen (bis zu 4 %), daß der Rohfettgehalt der Trockensubstanz des Mischfutters 6 % nicht überschreitet.

Den Futtermischungen werden Mineralien (einschließlich Spurenelementen) und Vitamine in Mengen zugesetzt, die sich am angenommenen Bedarf von Hauswiederkäuern orientieren, wobei eher reichliche als knappe Versorgung angestrebt wird. Bei der Ergänzung von Spurenelementen (mit Ausnahme von Selen) und Vitaminen werden die entsprechenden Gehalte der Futterkomponenten nicht berücksichtigt, während sie bei den Mengenelementen (insbesondere bei Kalium und Magnesium) teilweise angerechnet werden. Da hauptsächlich Soja-Eiweiß, das arm an schwefelhaltigen Aminosäuren ist, zur Verwendung kommt, wird auf ausreichende Sulfatversorgung geachtet. Die Pansenflora kann Sulfat-Schwefel zur Synthese von Methionin und Cystein nutzen.

Übliche Pelletfutter haben beim Wiederkäuer den Nachteil daß sie im Pansen zu einem strukturarmen Brei zerfallen, der das Wiederkäuen nicht mehr anregt. Aus diesem Grund werden Haferschalen in die Futter eingemischt. Sie werden beim Pelletieren (Pellet-Durchmesser 5 mm) zwar gebrochen und teilweise zerrieben, bleiben aber so weit erhalten, daß sie das Wiederkäuen gewährleisten.

Ideal sind Haferschalen für diesen Zweck nicht. Das zeigte sich drastisch, als ich zeitweise dazu überging, Futtermischungen mit Haferschalen unpelletiert zu verabreichen. Nach zwei bis vier Monaten traten vier Todesfälle auf, die als gemeinsamen pathologischen Befund einen prall mit Haferschalen angefüllten Labmagen aufwiesen. Die relativ starren, ungebrochenen Haferschalen hatten sich also im Labmagen gestaut und so höchstwahrscheinlich den Tod der Tiere verursacht. Obduktionen bei Tieren, die pelletiertes Haferschalenfutter bekommen hatten, zeigten bis auf eine Ausnahme keine solchen Befunde. Beim Pelletieren werden die Haferschalen also in einer besser verträglichen Form gebracht. Ein kürzlicher Todesfall unsicherer Ursache zeigt aber, daß auch die pelletierten Haferschalen Schwierigkeiten machen können. Der Labmagen des Tieres war vergrößert und voll mit Haferschalen, allerdings nicht verstopft. Vermutlich sind auch gelegentlich auftretende Indigestionen, wie Durchfälle oder Futterverweigerungen, z. T. auf die ungewöhnliche Struktur des Futters zurückzuführen.

Trotz des eben Gesagten betrachte ich den Zusatz von Haferschalen als brauchbare Lösung des Problems, für Versuchszwecke ein pelletiertes Alleinfutter mit genügend Struktur herzustellen; denn den geschilderten negativen Aspekten stehen überwiegend positive Erfahrungen gegenüber.

Als Proteinquelle wird bei den Stickstoff-Bilanz-Versuchen isoliertes Sojaprotein (ca. 90 % Rohprotein), in anderen Fällen Sojaextraktionsschrot (44 % RP) verwendet. Durch mehr oder weniger umfangreichen Austausch anderer Rationsbestandteile gegen diese Komponenten wird der gewünschte Proteingehalt der Versuchsfutter eingestellt.

Als Beispiel für die Zusammensetzung eines Versuchsfutters sei folgende relativ proteinreiche Diät für N-Bilanzen aufgeführt:

Tapiokamehl	53,9 %
Rindertalg	3,7 %
Haferschalen	30,0 %
Sojaprotein	9,3 %
Mineralstoffe und Vitamine	3,1 %

An Mineralstoffen und Vitaminen wurden pro 100 kg Futter folgende Mengen zugesetzt:

$CaHPO_4 \cdot 2H_2O$	1530 g	$FeSO_4 \cdot 7H_2O$	57 g
$CaCO_3$	140 g	$ZnSO_4 \cdot H_2O$	8 g
K_2SO_4	425 g	$MnSO_4 \cdot H_2O$	6 g
K_2CO_3	75 g	$CuSO_4 \cdot 5H_2O$	3,8 g
$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	330 g	KJ	185 mg
NaCl	470 g	MoO_3	45 mg
		$CoCO_3 \cdot 3Co(OH)_2$	18 mg
Vit. A	1 400 000 I. E.		
Vit. D_3	92 000 I. E.		
Vit. E	4,6 g		

Diese Futtermischung enthielt pro kg Trockensubstanz nach unseren Analysen 133 g Rohprotein und laut Futterwerttabelle (Deutsche Landwirtschaftsgesellschaft 1968) etwa 670 Stärkeeinheiten.

Derartige Mischungen wurden jahrelang als alleiniges Futter gegeben. Die Rehe befanden sich damit normalerweise in gutem Gesundheitszustand, wuchsen normal und schoben durchschnittliche Geweihe. Die Futtermischungen enthalten demnach alle für das Reh essentiellen Nährstoffe in ausreichender Menge.

Außer den im Zusammenhang mit den Haferschalen diskutierten Schwierigkeiten tritt ein weiteres Problem auf, das auf Mängel im Futter zurückgeführt werden könnte. Ein Teil der Tiere frißt sich, an den Flanken beginnend, selbst die Haare ab. Es entstehen mehr oder weniger große, kahle Stellen, die sich bei einem zweijährigen Bock auf alle mit dem Maul erreichbaren Körperteile ausdehnten. Dieser Bock machte sonst einen völlig gesunden Eindruck, fraß viel und schob ein 23 cm hohes, gut geperltes Geweih. An den Kahlstellen wachsen im Bereich der Haarwechseltermine (Frühjahr und Herbst) schnell neue Haare nach, zu anderen Jahreszeiten bleiben sie kahl. Das Haarausreißen tritt nur bei Tieren auf, die in Gefangenschaft aufgewachsen sind, und nicht bei allen von diesen. Es tritt sowohl bei Futtern auf Tapiokabasis als auch bei Futtern auf Getreidebasis auf. Eine Erhöhung des Mineralstoffgehalts im Futter oder die Zugabe verschiedenster Vitamine (B-Gruppe, C, K) brachten keine Abhilfe. Ich halte aus diesen Gründen das Haarausreißen nicht für ein Zeichen von Mangel an irgendwelchen Substanzen im Futter, sondern für eine gefangenschaftsbedingte „Unart", die mit der engen Käfighaltung, dem Mangel an Beschäftigung oder der Futterstruktur zusammenhängt.

Neben den eben beschriebenen Versuchsfuttermischungen wird, vor allem für die Zuchttiere, ein sogenanntes Erhaltungsfutter benutzt, bei dem einerseits wiederum Mineralstoffe und Vitamine in gewünschter Menge untergemischt werden können, das andererseits aber nur zu 20 % pelletiert werden muß. Diese Mischung setzt sich folgendermaßen zusammen:

Ganze Maiskörner	40 %	
Weizenkörner	40 %	
Hafer	13,3 %	20 % pelletiert
Sojaextraktionsschrot	4,8 %	20 % pelletiert
Mineralien und Vitamine	1,9 %	20 % pelletiert

Da diese Mischung relativ strukturarm ist, wird sie zusammen mit Heu oder groben Graspellets (Cobs) angeboten. Die Rauhfutter werden allerdings nur in geringer Menge angenommen. Das „Erhaltungsfutter" zusammen mit Graspellets hält die Tiere in einwandfreiem Gesundheitszustand und läßt sie gute Geweihe schieben



Abb. 5. Rehbock in Rompun/Ketamin-Narkose

(Abb. 5). Füttert man Geißen mit ihren Kitzen damit, so zeigen die Kitze spätestens ab Ende des 3. Lebensmonats gutes Wachstum. Für die ersten Wochen der Aufzucht (und eventuell während des letzten Trächtigkeitsmonats) ist das Futter nicht ausreichend, weil der hohe Proteinbedarf der Geiß nicht gedeckt wird. Der Proteingehalt des Futters liegt zwar mit 13,7 % der Trockensubstanz nicht sehr niedrig, er ist aber relativ zum Energiegehalt (820 Stärkeeinheiten/kg Trockensubstanz) gering. Da der Futterverzehr nach dem Energiebedarf geregelt wird, also bei diesem energiereichen Futter relativ niedrig bleibt, ist die aufgenommene Proteinmenge für die Laktation zu gering.

Parasiten

Die Tiere wurden zunächst häufig, später nur noch gelegentlich an Hand von Kotproben auf Endoparasiten untersucht. Nach positiven Befunden werden die Parasiten je nach Art mit verschiedenen Medikamenten bekämpft. Konsequente Behandlungen und die Haltungsbedingungen, die eine Reinfektion für viele Arten erschweren bzw. unmöglich machen, haben dazu geführt, daß die Versuchstiere in den Stoffwechselkäfigen praktisch parasitenfrei sind, die anderen Tiere nur geringgradigen Befall mit wenigen Arten aufweisen. Probleme ergeben sich aus diesem Parasitenbefall nicht.

Die aufgetretenen Magen-Darm-Nematoden sprachen leicht auf die Behandlungen an, nur der blinddarmbewohnende Peitschenwurm *(Trichuris)* erwies sich als schwer auszurotten. Große Lungenwürmer *(Dictyocaulus)* konnten aus dem Bestand getilgt werden, bei kleinen Lungenwürmern *(Capreocaulus)* waren die Behandlungen mit Medikamenten nicht erfolgreich. Wegen des fehlenden Zwischenwirts kommt es aber bei unseren Rehen nicht zur Reinfektion, so daß die aus freier Wildbahn mitgebrachten kleinen Lungenwürmer allmählich aussterben. Larven wurden aber noch nach 21 und in einem Fall nach 30 Monaten Stallhaltung gefunden. Leberegel traten nur im Rahmen von künstlichen Infektionen mit *Fasciola* auf (Barth, Schaich 1973). Ohne Behandlung starben die Egel nach spätestens 5 Monaten ab (Barth, Eisfeld 1972). Ziemlich regelmäßig werden Kokzidien *(Eimeria)* nachgewiesen. Behandlungen waren erfolgreich, ohne daß allerdings die Infektion des Bestandes ganz beseitigt (bzw. Reinfektion verhindert) werden konnte. Schließlich sollen noch Rachenbremsenlarven *(Cephenomyia)* erwähnt werden, die von vielen Tieren aus freier Wildbahn mitgebracht wurden und ihre Wirte im Frühjahr als verpuppungsreife Larven verließen.

Narkose

Es läßt sich nicht vermeiden, die Versuchstiere längeren Manipulationen durch Menschen zu unterwerfen. So müssen z. B. gelegentlich Rehe klinisch behandelt werden. Den Tieren in den Stoffwechselkäfigen müssen etwa jedes halbe Jahr die Klauen beschnitten werden. Der größte Teil unserer Rehe sind Böcke, die vom Frühjahr bis

zum Herbst aggressiv gegen andere Rehe, aber z. T. auch gegen Menschen sind. Zur Vermeidung von Verletzungen werden ihnen gleich nach dem Fegen der Geweihe diese kurz über den Rosen abgesägt.

Um derartige Manipulationen einfach und ohne Streßrisiko für das Tier durchführen zu können, legen wir die Rehe in Narkose. Am besten hat sich dafür die Kombination von Xylazin (Rompun) und Ketaminhydrochlorid (Vetalar) (Fritsch) bewährt. Für unsere wenig erregten Tiere reichen 1 mg/kg Körpergewicht Rompun + 2 mg/kg KG Ketamin aus. Wenn man in der Wirkung ganz sicher gehen will, sollte man die Dosis um 50 % erhöhen. Der Narkoseverlauf ist sehr befriedigend. Bei intramuskulärer Injektion treten nach 2—4 Minuten die ersten Müdigkeitszeichen auf, nach 5—15 Minuten liegen die Tiere völlig immobilisiert in tiefem Schlaf (Abb. 5). Die volle Wirkung der Medikamente dauert bis etwa 45 Minuten nach der Injektion an, dann stellen sich allmählich wieder Abwehrreaktionen ein. Die Tiere sind aber noch für längere Zeit benommen und schlafbedürftig. Nach 5—8 Stunden erscheinen sie wieder völlig normal.

Zur Applikation der Narkosemittel wurde zunächst eine CO_2-getriebene Narkosepistole (Cap Chur) benutzt. Die Injektionspfeile sind aber für die zart gebauten Rehe zu wuchtig, so daß immer die Gefahr ernsterer Verletzungen besteht. Wir fangen deshalb jetzt die Tiere von Hand ein und injizieren mit einer normalen Spritze. Das Narkotisieren verläuft damit praktisch ohne Risiko und erweist sich als sicheres Mittel, Schäden infolge längerer Manipulationen (Verletzungen, vor allem aber Schock) zu vermeiden.

Es erscheint mir wichtig, daß zur Vermeidung von Schockzuständen die Narkose vorgenommen wird, bevor das Tier längere Zeit erregt wurde (die kurze Aufregung beim Einfangen ist noch ungefährlich). Zwei Todesfälle von Rehen, die nach längerer starker Ängstigung narkotisiert worden waren und in der Narkose starben, deuten an, daß in solchen Fällen die Narkose gegen den Schock nicht mehr hilft, eventuell das Tier sogar zusätzlich belastet.

Mortalität

Von den eingangs erwähnten 68 Rehen leben zur Zeit (November 1973) noch 19 bei uns, ihre Aufenthaltsdauer am Institut beträgt durchschnittlich 22 Monate, bei sechs Tieren über drei Jahre. 20 Rehe wurden lebend abgegeben, nachdem sie im Durchschnitt 8 Monate bei uns eingestellt waren. 29 Rehe sind gestorben. Sie wurden fast alle im Institut für Tierpathologie der Universität München untersucht. Dabei zeigte sich immer wieder die große Schwierigkeit, die wirkliche Todesursache und ihre Hintergründe aufzudecken. Trotz dieser Unsicherheit und trotz der besonderen Verhältnisse jedes einzelnen Falles soll in der folgenden Übersicht eine Aufschlüsselung der Todesursachen versucht werden: Bei 5 Rehen hat die Anschoppung von Haferschalen im Labmagen wahrscheinlich die entscheidende Rolle gespielt (s. o.). 1 Kitz litt an Labmagenentzündung durch einen Phytobezoar. 1 (sehr alter) Bock starb an einer Überdosis Rompun. 2 Tiere erlitten einen Leberriß, eines infolge starker (künstlicher) Infektion mit großen Leberegeln, ein anderes beim Einfang vor dem Transport zu uns. 2 Tiere gingen an Infektionen alter Laufverletzungen ein. Bei 5 Tieren lagen Organinfektionen (Lunge, Pleura, Leber) vor, bei zweien von ihnen und 4 weiteren Rehen wurden Magen-Darm-Entzündungen festgestellt. Bei 9 Tieren konnten außer Hinweisen auf Kreislaufversagen keine schwerwiegenden pathologischen Veränderungen gefunden werden.

Diese neun Todesfälle traten nach länger dauernder Ängstigung (Transport in neue Umgebung) auf, in sieben Fällen wenige Stunden bis vier Tage nach dem Transport, in zwei Fällen nach zwei bzw. zweieinhalb Wochen. Ich schreibe sie „psychischem

Streß" zu, ohne daß ich die kausalen Zusammenhänge aufzeigen kann. Möglicherweise sind auch vier der Fälle mit Organinfektionen bzw. Magen-Darm-Entzündungen wenigstens zum Teil auf „Streß" zurückzuführen, da sie ebenfalls im kritischen Zeitraum nach Verbringen in neue Umgebung, das mit starker Erregung der Tiere verbunden war, auftraten.

Die Eingewöhnungsphase stellt das weitaus größte Risiko dar. Dreizehn Rehe starben innerhalb des ersten Monats nach ihrer Ankunft, drei weitere kurz nach Umsetzen innerhalb des Instituts. Nach der Eingewöhnung ist das Risiko dann stark herabgesetzt. Trotzdem ist eine ständige Kontrolle wichtig, da bei unseren Haltungsbedingungen doch gelegentlich schwerere Infektionen auftreten, die zwar mit Antibiotika zu beherrschen sind, die aber unbehandelt schon innerhalb von Stunden zum Tod führen können. Rechtzeitiges Erkennen ist in diesen Fällen also entscheidend.

Zucht

In unserem Bestand befinden sich drei ausgewachsene Geißen, die als Kitze am Institut aufgezogen wurden. Während ihrer ersten Brunftzeit (August 1971) waren zwei von ihnen mit einem frisch ins Gehege gesetzten zweijährigen Bock, der erhebliche Eingewöhnungsschwierigkteien hatte, zusammen. Sie brachten im nächsten Jahr kein Kitz. Die dritte Schmalgeiß war mit einem bei uns aufgezogenen Jährling zusammen und setzte zwei Kitze, von denen eines während der Entwöhnung an einer Verstopfung des Labmagens durch einen Pflanzenwickel (s. o.) einging. In der Brunftzeit 1972 wurden die drei Geißen wieder mit den obigen Böcken zusammengehalten, und zwar eine mit dem jetzt eingewöhnten Dreijährigen, zwei mit dem jetzt Zweijährigen. Jede Geiß setzte 1973 zwei Kitze, wobei aber die einer Geiß trotz normaler Geburtsgewichte gleich nach der Geburt starben. Auch ein Kitz einer zweiten Geiß war bei der Geburt sehr schwach, konnte aber wie die übrigen drei aufgezogen werden. Möglicherweise steht diese Schwäche bei der Geburt im Zusammenhang mit dem weiten Protein-Stärkewert-Verhältnis des verwendeten Futters (s. o.).

Die geschilderte Zuchtgruppe wird, so hoffen wir, in Zukunft die Verluste im Versuchstierbestand zumindest ausgleichen können.

Danksagung

Von unseren Versuchstieren wurden uns 18 von Herzog Albrecht von Bayern und dem Wittelsbacher Ausgleichsfonds zur Verfügung gestellt, wofür wir unseren herzlichen Dank aussprechen möchten.

34 Tiere wurden von der Firma Sharp & Dohme, München, für befristete Zeit bei uns eingestellt. Wir danken Herrn Dr. Barth für die gute Zusammenarbeit dabei.

Unser Dank gilt weiterhin dem Institut für Tierpathologie für die Durchführung der Sektionen, dem Zoologisch-Parasitologischen Institut und der Firma Sharp & Dohme für die Untersuchungen auf Parasiten, der letzteren auch für die Unterstützung bei der Parasitenbekämpfung, und den Tierkliniken für verschiedenste Behandlungen unserer Rehe. (Alle genannten Institute und Kliniken gehören der Tierärztlichen Fakultät der Universität München an.)

Herr Dr. Gropp und Herr Prof. Dr. Giesecke, beide aus unserem Institut, gaben wertvolle Ratschläge bei der Zusammenstellung der Futtermischungen.

Zusammenfassung

Seit Anfang 1970 werden am Münchner Institut für Tierphysiologie mit Erfolg Rehe als Versuchstiere gehalten, um ihren Eiweißbedarf zu bestimmen. Die Tiere waren z. T. erwachsene Wildfänge, z. T. in Gefangenschaft aufgezogene Kitze. Die zur Unterbringung benutzten Gehege, Stallboxen und Stoffwechselkäfige werden beschrieben. In den Versuchen werden

die Tiere mit pelletierten Alleinfuttern versorgt, die aus einfachen, möglichst gut definierbaren Komponenten hergestellt sind. Parasiten werden medikamentös bekämpft und stellen kein Problem dar. Für längerdauernde Manipulationen werden die Tiere regelmäßig mit einem Gemisch von Rompun und Ketamin narkotisiert. Die Mortalität war in der Eingewöhnungszeit hoch, später mäßig. Wichtigste Ursachen waren „Streß", verschiedene Infektionen und Labmagenverstopfungen. Eine kleine Zuchtgruppe erbrachte bisher fünf aufgezogene Kitze.

Summary

Keeping roe deer (Capreolus capreolus L.) for experimental purposes

Since early 1970 roe deer are successfully kept at the Institute of Animal Physiology in Munich for the purpose of determining their protein requirements. One part of the animals was captured as adults in the wild, the other part was raised in captivity. Enclosures, indoor pens, and metabolism cages, which are used for the deer, are described. During the experiments the animals are fed pelleted diets, composed of simple and well defined components. Parasites are treated with medicaments and cause no problems. For longer manipulations the animals are regularly narcotized with a mixture of xylazine and ketamine. Mortality was high during the first month after arrival and moderate thereafter. Main causes of death were „stress", various infections, and obstipation of the abomasus. A. small breeding stock up to now produced 5 raised fawns.

Literatur

Barth, D.; Eisfeld, D. (1972): Der Verlauf der Fasciolose beim künstlich infizierten Reh- und Rotwild. Vortrag auf der 6. Tagung der Deutschen Gesellschaft für Parasitologie, Hannover. Zusammenfassung in Z. f. Parasitenkunde **39,** 81.

Barth, D.; Schaich, K. (1973): Zum Vorkommen von *Fasciola hepatica* bei Reh- *(Capreolus capreolus)* und Rotwild *(Cervus elaphus)* und deren Bekämpfung mit Rafoxanid. Dt. Tierärztl. Wschr. **79,** 420—424.

Deutsche Landwirtschafts-Gesellschaft (1968): DLG-Futterwerttabelle für Wiederkäuer. Frankfurt.

Dittrich, L.; Lendholt, W.; Hoffmann J. (1966): Die Neugestaltung des Zoologischen Gartens Hannover. Das Gartenamt **15,** 365—383.

Drescher-Kaden, U.; Schulz, V.; Gropp, J. (1972): Die mutterlose Aufzucht von Rehkitzen mit verschiedenen Milchaustauschfuttertypen. Tierärztl. Umschau **27,** 396—410.

Eisfeld, D. (1973): Protein requirements of roe deer *(Capreolus capreolus* L.) for maintenance. Verhandlungsberichte des XI. Internationalen Kongresses der Wildbiologen in Stockholm (im Druck). Autoreferat: Der Proteinbedarf des Rehes zur Erhaltung, in Z. Jagdwiss. **20/1** (1974) (im Druck).

Fritsch, R. (1974): In Hatlapa, H. H.; Prinz Reuss, H.: Haltung von Wild in Gehegen. Hamburg und Berlin: Parey.

Anschrift des Verfassers: Dr. Detlef Eisfeld, Institut für Tierphysiologie der Universität D-8 München, Veterinärstraße 13

BEKANNTMACHUNG

Die 4. Internationale Fledermaus-Forschungs-Konferenz findet vom 22.—29. September 1975 in Nairobi/Kenya statt. An der Teilnahme interessierte Mitglieder der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde wenden sich für weitere Auskünfte bitte an

Dr. D. Kock
Forschungsinstitut Senckenberg
D-6000 Frankfurt/M.
Senckenberg-Anlage 25

SCHRIFTENSCHAU

DORST, J.; DANDELOT, P.: **Säugetiere Afrikas.** Ein Taschenbuch für Zoologen und Naturfreunde. Aus dem Englischen übers. und bearb. von Prof. Dr. H. BOHLKEN und Dr. H. REICHSTEIN, beide Kiel. 252 S., 44 Farbtaf., 524 Abb., davon 293 farb. Hamburg u. Berlin: Paul Parey 1973. Gln. 36,– DM.

Unter den Bestimmungsbüchern für afrikanische Säugetiere zeichnet sich das Taschenbuch von DORST und DANDELOT durch mehrere Vorzüge aus. Es behandelt erstmals alle Großsäugetiere Afrikas südlich der Sahara (ausgenommen sind nur Insectivora, Chiroptera und die kleinen Rodentia) und nicht nur die Arten aus den häufig besuchten Reservaten Ostafrikas. Die zunehmende Bedeutung Südafrikas und Südwestafrikas als Reiseländer ließ den Wunsch nach einem derartigen, umfassenden Führer seit langem entstehen. Text (DORST) und Abbildungen (DANDELOT) sind musterhaft. Nach Art der Taschenbücher von PETERSON sind die wesentlichen Feldmerkmale durch Hinweisstriche hervorgehoben. Der Text ist knapp, klar und zuverlässig. Neben den kennzeichnenden Merkmalen sind knappe Angaben über Verhalten, Ernährung, Fortpflanzung und Ökologie beigegeben. Kleine Karten erläutern das Verbreitungsgebiet. Die Tiernamen sind in Deutsch, Englisch, Französisch, Afrikaans und Kisuaheli neben den wissenschaftlichen Namen angegeben. Das Buch ist für den Afrikareisenden, sofern er sich überhaupt für Tiere interessiert, unentbehrlich. Es ist zugleich ein nützliches Nachschlage- und Bestimmungswerk für jeden Biologen. D. STARCK, Frankfurt a. M.

Die Säugetiere Europas

Westlich des 30. Längengrades. Ein Taschenbuch für Zoologen und Naturfreunde. Von FREDERIK H. VAN DEN BRINK. Übersetzt von Dr. THEODOR HALTENORTH, München. 2., neubearb. Aufl., 1972. 217 Seiten und 32 Tafeln; 470 Abbildungen, davon 163 farbig nach Originalen von PAUL BARRUEL, im Text und auf Tafeln. Leinen 34,— DM

Alle in Europa westlich des 30. Längengrades freilebenden Säugetiere werden nach der bewährten Darstellungsweise von Peterson auf vorzüglichen, zumeist farbigen Tafeln abgebildet. Der auf das Wesentliche beschränkte, durch 135 Verbreitungskarten ergänzte Text macht mit den für die Bestimmung wichtigsten Kennzeichen, mit leicht zu verwechselnden Arten sowie mit Gewohnheiten, Lebensraum und Verbreitung der behandelten Arten vertraut.

„Obwohl inzwischen weitere einschlägige Bücher herauskamen, reichen alle an die Vielseitigkeit und den wissenschaftlichen Anspruch des vorliegenden nicht heran, so daß dieses Buch weiterhin zum Grundbestand aller Büchereien gehören sollte.“ *Buch und Bibliothek*

Säugetiere Afrikas

Ein Taschenbuch für Zoologen und Naturfreunde. Von Prof. Dr. JEAN DORST und PIERRE DANDELOT, beide Paris. Aus dem Englischen übersetzt und bearbeitet von Prof. Dr. HERWART BOHLKEN und Dr. HANS REICHSTEIN, beide Kiel. 1973. 252 Seiten und 44 Farbtafeln; 524 Abbildungen, davon 293 farbig, im Text und auf Tafeln. Leinen 36,— DM

Der handliche Feldführer ermöglicht die Bestimmung von über 230 südlich der Sahara vorkommenden Säugetierarten, von denen die meisten auf Tafeln farbig abgebildet und im Text eingehend beschrieben werden. Weitere biologische Informationen betreffen Verhalten, Ernährung, Feinde, Tragzeiten, Wurfgrößen und Fortpflanzungsperioden. 214 Arealkarten zeigen die Verbreitungsgebiete.

„Vom Inhalt her ist das Buch von einer überraschenden Reichhaltigkeit und von nicht zu überbietender Zuverlässigkeit. Zoologen der verschiedenen Richtungen können daraus vielseitigen Nutzen ziehen.“ *Zeitschrift für angewandte Zoologie*

Säugetiere und seltene Vögel in den Nationalparks Ostafrikas

Ein Taschenbuch für Zoologen und Naturfreunde. Von JOHN G. WILLIAMS. Aus dem Englischen übersetzt und bearbeitet von Dr. WALBURGA MOELLER, vorm. Erlangen-Nürnberg, unter Mitarbeit von HANS E. WOLTERS, Bonn. 1971. 351 Seiten mit 22 Kartenskizzen und 32 Tafeln; 387 Abbildungen, davon 203 farbig, im Text und auf Tafeln. Leinen 38,— DM

„Ein Naturfreund, der Tierreservate in Kenia, Tansania oder Uganda bereist, wünscht sich ein zuverlässiges Taschenbuch mit Übersichtskarten der Nationalparks und Wildschutzgebiete, geschichtlichen und touristischen Informationen, Artenlisten, Bestimmungsschlüsseln und naturgetreuen Abbildungen der Tiere. Das alles bietet der handliche Feldführer. Er ist dem Touristen und Zoologen für die Planung, Durchführung und Auswertung seiner tierkundlichen Safari nach Ostafrika zu empfehlen.“ *Wissenschaftlicher Literatur-Anzeiger*

Die Wirbeltiere des Kamerungebirges

Unter besonderer Berücksichtigung des Faunenwechsels in den verschiedenen Höhenstufen. Von Prof. Dr. MARTIN EISENTRAUT, Bonn. 1963. 353 Seiten mit 52 Abbildungen und 79 Tabellen. Leinen 75,— DM

„Jedem Zoologen, der sich mit tiergeographischen, ökologischen und auch systematischen Problemen beschäftigt, sind ‚Lokalfaunen' ein unentbehrliches Rüstzeug. Eisentrauts Werk ragt aus der Fülle der faunistischen Spezialliteratur weit hervor. Es wurde sowohl das Material mehrerer eigener Forschungsreisen als auch reichhaltiges Sammlungsmaterial verwertet und die verstreute gebietsbezogene Literatur erschöpfend einbezogen.“ *Naturw. Rundschau*

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Soeben erschienen:

Wild in Gehegen

Haltung, Ernährung, Pflege, Wildnarkose

Herausgegeben von Hans-Heinrich M. Hatlapa, Uetersen,
und Dr. Heinrich III Prinz Reuss, Linz

Unter Mitarbeit von

Prof. Dr. Dr. Johannes Brüggemann, München; Dr. Ute Drescher-Kaden, München; Dr. Erik Eriksen, Kopenhagen; Prof. Dr. Rudolf Fritsch, München; Prof. Dr. Wilhelm Jahn-Deesbach, Gießen; Prof. Dr. Erich Kutzer, Wien; Forstdir. Dr. Herbert Tomiczek, Wien; und Dr. Klaus Zeeb, Freiburg i. Br.

1974. 123 Seiten mit 73 Abb. im Text und auf 16 Tafeln und 13 Tabellen. Ganzleinen 42,– DM

Welche Voraussetzungen sollten bei der Einrichtung von Wildparks, Tiergehegen und Jagdgattern gegeben sein, und was ist bei ihrer Bewirtschaftung zu beachten? Worauf kommt es bei der tierschutzgerechten Haltung ursprünglich freilebender Tiere in umfriedeten Räumen an, und welche Probleme können dabei auftreten? Welche Aufgabe und Bedeutung haben Wildgehege in der Industrielandschaft von heute, und mit welchen gesetzlichen Bestimmungen müssen ihre Leiter und Eigner jetzt und in Zukunft rechnen? Mit jeder dieser Fragen, die bislang noch in keiner Buchveröffentlichung zusammenfassend behandelt worden sind, befaßt sich dieses richtungweisende Gemeinschaftswerk.

Einen geschichtlichen Rückblick auf Wildkoppeln und Tiergärten, insbesondere den Lainzer Tiergarten, schließen sich Überlegungen zur Anlage und Ausstattung von Wildgehegen an. Ein besonders Kapitel gilt den rechtlichen Haltungsproblemen. Unter Auswertung neuester ernährungsphysiologischer Erkenntnisse und unter Hinweis auf den Wert von Äsungsflächen wird die Fütterung von Wild in Gehegen behandelt. Nicht weniger bedeutsam sind Gedanken zur Gatterhygiene, die sich vor allem auf prophylaktische und therapeutische Maßnahmen zur Eindämmung parasitärer Erkrankungen beziehen. Praxisnahe Anregungen für den Fang von Wild- und Gattertieren sowie zu ihrer schonenden Behandlung bei Transport und Eingewöhnung berücksichtigen auch neuzeitliche Immobilisationstechniken und artspezifische Narkoseverfahren.

Wegen der Breite und Vielschichtigkeit der behandelten Themen erscheint das Buch als Gemeinschaftsarbeit von neun Autoren, die sich als Experten der Tiermedizin, der Verhaltensforschung, der Ernährungsphysiologie, der Wildtierkunde und der Parasitologie einen Namen gemacht haben. Die beiden Herausgeber sind als Vorsitzende der Österreichischen bzw. der Deutschen Wildgehege e. V. maßgeblich an der Erarbeitung und Prüfung verbindlicher Voraussetzungen für Gründung und Unterhalt von Wildgehegen beteiligt.

Damit in Wildgehegen wildbiologische Zusammenhänge für jedermann erkennbar werden, müssen die Wechselbeziehungen deutlich hervortreten, die zwischen den gehaltenen Wildtieren und ihrem artspezifischen Biotop bestehen. Auch hierzu leitet das vorliegende Buch an. Als Orientierungshilfe von großem praktischen Nutzen wendet es sich zunächst an jeden, der an der Haltung von Wildtieren interessiert ist und mit ihr zu tun hat, insbesondere auch an Kreisverwaltungen und andere Behörden, die für die Genehmigungsverfahren zuständig sind. Darüber hinaus macht es die zahllosen Besucher von Wildparks und -gehegen mit dem Wesen von Wildtieren und mit ökologischen Fragen vertraut.

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Mammals

C 22209 F

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

Herausgegeben von P. J. H. van Bree, Amsterdam — W. Fiedler, Wien — W. Herre, Kiel — K. Herter, Berlin — H.-G. Klös, Berlin — H.-J. Kuhn, Frankfurt a. M. — B. Lanza, Florenz — T. C. S. Morrison-Scott, London — H. Nachtsheim, Berlin — J. Niethammer, Bonn — H. Reichstein, Kiel — D. Starck, Frankfurt a. M. — F. Strauss, Bern — E. Thenius, Wien — W. Verheyen, Antwerpen

Schriftleitung M. Röhrs, Hannover — H. Schliemann, Hamburg

39. BAND · HEFT 4

August 1974



VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Inhalt

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts and by Current Contents (Series Agriculture, Biology and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

Dieses Heft enthält eine Beilage des Verlages Paul Parey

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

Herausgeberschaft und Schriftleitung: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Herrn Prof. Dr. Manfred Röhrs, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule, 3000 Hannover, Bischofsholer Damm 15. Korrekturfahnen bitten wir z. Hd. Herrn Prof. Dr. Harald Schliemann, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität, 2000 Hamburg 13, Papendamm 3, zurückzusenden.

Manuskripte: Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse von wenigen Zeilen in deutscher und englischer Sprache sowie eine englische Übersetzung des Titels anzufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerographie, Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe des zwischen der Inkassostelle für urheberrechtliche Vervielfältigungsgebühren GmbH (jetzt Verwertungsgesellschaft Wissenschaft GmbH) und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Gesamtvertrages vom 15. 7. 1970 zu behandeln.

Sonderdrucke: An Stelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Alle Rechte, auch die der Übersetzung, des Nachdrucks, der photomechanischen Wiedergabe und der Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen sind vorbehalten. Gewerblichen Unternehmen wird jedoch die Anfertigung einer photomechanischen Vervielfältigung von Beiträgen oder Beitragsteilen für den innerbetrieblichen Gebrauch durch Photokopie, Mikrokopie und dergleichen nach Maßgabe des zwischen der Inkassostelle für urheberrechtliche Vervielfältigungsgebühren GmbH (jetzt Verwertungsgesellschaft Wissenschaft GmbH) und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Gesamtvertrages vom 15. 7. 1970 gegen Bezahlung der dort vorgesehenen Gebühr bis zu drei Exemplaren gestattet. Die Vervielfältigungen haben einen Vermerk über die Quelle und den Vervielfältiger zu tragen, und die in dem Gesamtvertrag vorgesehene Gebühr ist an die Verwertungsgesellschaft Wissenschaft GmbH, 6 Frankfurt/M. 1, Gr. Hirschgraben 17/21, zu entrichten. Erfolgt die Gebührenentrichtung durch Wertmarken der Verwertungsgesellschaft Wissenschaft, ist je Druckseite und Exemplar eine Marke im Wert von 0,40 DM zu verwenden. Fortsetzung 3. Umschlagseite

© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin. — Printed in Germany by C. Beckers Buchdruckerei, Uelzen.

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 201—256
ISSN 0044—3468 / ASTM-Coden: ZSAEA 7 39 (4) 201—256 (1974)

Hohe Embryonenzahl auch bei *Neomys anomalus milleri* (Mottaz, 1907)

Von F. Krapp

Aus dem Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, und dem Museo Civico di Storia naturale, Verona

Eingang des Ms. 12. 11. 1973

Unlängst wurden in dieser Zeitschrift (Reichstein 1969; Lienhard 1970) zwei extreme Embryonenzahlen bei *Neomys fodiens* mitgeteilt. Die Bionomie von *N. anomalus* ist auch in Mitteleuropa noch weitaus weniger bekannt als bei ihrer größeren „Schwesterart". Dies und die Diskussion in Reichstein (l. c.) lassen es gerechtfertigt erscheinen, einen Einzelbefund über hohe Embryonenzahlen bei der Sumpfspitzmaus mitzuteilen.

Am 1. 6. 1971 wurde bei einer gemeinsamen Exkursion mit Dr. B. G. Osella ein adultes ♀ von *Neomys anomalus milleri* in einem ländlichen Außenbezirk Veronas erbeutet. Es wog nicht weniger als 25 g und hatte die folgenden Längenmaße: Kopf und Rumpf 85,5; Schwanz 53,5; Hinterfuß 17,0; Ohr 6,5 mm. Nach der Präparation des auffällig schweren Tierchens stellte sich heraus, daß in einem Uterushorn 8, im anderen 5 geburtsreife Embryonen lagen. (Die Körperseite wurde leider nicht notiert.) Das Exemplar ist unter der Nummer 594/71 in der Säugetiersammlung des Veroneser Museums als Balg mit Schädel und Postkranialskelett inventarisiert, die Embryonen in Alkohol fixiert.

Zum Vergleich seien hier nochmals einige Wurfgrößen der beiden *Neomys*-Arten wiedergegeben (vgl. Reichstein, l. c.).

Neomys fodiens

Altobello (1920):	5—10	Abruzzen und Molise
Bauer (1960):	8 (n=1)	Neusiedlersee
Baumann (1949):	6—9	Schweiz
Cantuel (1946):	5—11 (n=2)	Frankreich
Frechkop (1958):	3, 4—8	England (nach Price 1953)
Gaffrey (1961):	4—7 (10)	„Mitteleuropa"
Gauckler (1962):	2—5 (n=2)	Franken
Hainard (1961):	5—10	?
Hoyte (1955):	13! (n=1)	England („unimplanted blastocysts")
Rebel (1933):	— 10	Österreich?
Stein (1954):	6—7 (6+2 Resorpt.; n=2 diesjährige!)	Brandenburg
Stehli und Brohmer (1952):	6—9	„Mitteleuropa"
Toschi und Lanza (1959):	6—9	Italien?
Weber (1967, 1970):	11 (n = 1)	Hakenstedt, Bez. Magdeburg (DDR)
Yudin (1971):	4—14 (meist 6—8)	Sibirien
Zimmermann (1961):	4—8	Deutschland
Zimmermann (1967):	2—9	Deutschland

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 201—203
© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Neomys anomalus milleri

Bauer (1960)	1×8, 1×5 (+2 teilweise resorbierte)	Neusiedlersee
Gaffrey (1961):	5—6 (3—11)	„Mitteleuropa“
Zimmermann (1961):	3—11	Deutschland

13 Embryonen (unser Fund, erhärtet durch Hoyte) sind jedenfalls das bisherige Maximum für Europa. Sie rücken auch das bisherige Extrem von 14 aus Sibirien (Stroganov 1957) durchaus in den Bereich des Möglichen. Bisherige Zweifel (Diskussion in Reichstein l. c.) scheinen daher unbegründet.

Zu Reichsteins Frage, weshalb die Wasserspitzmaus trotz ihrer *möglichen* hohen Nachkommensrate keine ähnlich hohen Dichten wie die Waldspitzmaus erreicht: Vermutlich ist die „Norm“ (die Modalzahl) nahe der Untergrenze der Variabilität. So hatte ein diesjähriges ♀ vom 10. 7. 1973 aus Chiapili di sopra (Nationalpark Gran Paradiso) in jedem Uterushorn nur je einen Embryo von 7 mm Scheitel-Steißlänge. Ähnliche Daten liegen aus der Provinz Verona vor (Material im Städtischen Naturhistorischen Museum Verona; Frigo, in Vorb.; Krapp, in Vorb.).

So läßt sich vermuten, daß die extrem hohen Zahlen von Nachkommen bei *N. f.* und wohl auch *N. a. m.* nur unter sehr günstigen Bedingungen (etwa dauernd guter Witterung und konstantem Proteinangebot) auftreten. Danach kann es zu den bekannten lokalen und vorübergehenden Häufungen kommen.

Der Fangort war neben einer Brücke über einen mäßig rasch fließenden Wiesengraben; die Stelle war mit Unkraut, v. a. Brennesseln, dicht bewachsen. Das umliegende Gelände wird vor allem als Mähwiesen genutzt (ca. 3mal jährlich), doch gibt es vereinzelte Felder. Es gehört zur Contrada (= Weiler) i Molini, die zum heutigen Stadtteil S. Michele Extra zählt. Die Seehöhe beträgt 50 m, die nahe Etsch macht sich durch hohen Grundwasserspiegel bemerkbar. An sonstigen Kleinsäugern leben hier *Apodemus sylvaticus* subsp., auf den Wiesen *Microtus (Pitymys) s. savii,* in Bachnähe *Arvicola terrestris italicus;* besonders häufig *Rattus norvegicus* und *Mus musculus domesticus;* einziger weiterer Insektenfresser ist *Talpa europaea.* Rötelmaus und Zwergmaus gibt es ebenfalls, doch fehlen Nachweise. Die Feldmaus wurde in dem ca. 8 km östlich gelegenen Soave in Gewöllen gefunden. Bezeichnende Arten der Herpetofauna der Po-Ebene sind *Rana latastei* und *Hyla meridionalis.* Dieser Fund beweist, daß *N. a. milleri* keineswegs eine ausschließliche hochmontane Art ist, wie man auch in modernen Werken immer noch lesen kann. Vielmehr vertritt sie in der Po-Ebene die Wasserspitzmaus fast völlig. Malec und Storch (1968) publizierten erst ein ♂ aus dem anschließenden Trentino; weiteres Material in den Veroneser Sammlungen wird derzeit noch ausgewertet (Krapp, in Vorb.).

Zusammenfassung

Eine 25 g schwere Sumpfspitzmaus mit 13 geburtsreifen Embryonen wurde am 1. 6. 1971 in Verona gefangen.

Summary

High number of embryos with Neomys anomalus milleri

The 1st of June 1971 a female *Neomys anomalus milleri* was captured at Verona, Italy. It proved to be pregnant with 13 embryos ready for parturition.

Danksagung

Herrn Prof. Dr. J. Niethammer, Bonn, danke ich für seine Hilfe mit Literatur.

Literatur

(Alles hier nicht angeführte siehe bei REICHSTEIN)

ASDELL, S. A. (1964): Patterns of Mammalian Reproduction (2nd ed.). Ithaca, N. Y.: (Comstock Publ. Ass.) Cornell Univ. Press.

ALTOBELLO, G. (1920): Fauna dell'Abruzzo e del Molise, Vertebrati, Mammiferi I: Gl'Insettivori. Campobasso: De Gaglia & Nebbia.

BAUER, K. (1960): Die Säugetiere des Neusiedlersee-Gebietes (Österreich). Bonner Zool. Beitr. **11**, 141—344.

— (1965): Die Beutetiere südburgenländischer Schleiereulen *(Tyto alba* Scop.). Natur und Land (Wien) **51**, 112—114.

BAUMANN, F.: Die freilebenden Säugetiere der Schweiz. Bern: Huber.

CANTUEL, P. (1946): Période de reproduction et nombre de foetus de quelques micromammifères de la faune de France. Mammalia **10**, 140—144.

FRECHKOP, S. (1958): Mammifères (Faune de Belgique). Inst. royal Sci. natur. Belgique, Bruxelles.

GAUCKLER, A. (1962): Beiträge zur Fortpflanzungsbiologie der Wasserspitzmaus *(Neomys fodiens).* Bonner zool. Beitr. **13**, 321—323.

HAINARD, R. (1961): Mammifères sauvages d'Europe, I: Insectivores, Chéiroptères, Carnivores. (II. ème ad.). Neuchâtel: Delachaux & Niestlé.

HOYTE, H. M. D. (1955): fide Asdell, 1964. J. Animal Ecol. **24**, 412—425.

LIENHARD, U. (1970): Beitrag zu Wasserspitzmaus, *Neomys fodiens* (Pennant, 1771) mit hoher Embryonenzahl. Z. Säugetierkunde **35**, 106—107.

MALEC, F.; STORCH, G. (1968): Insektenfresser und Nagetiere aus dem Trentino, Italien (Mammalia: Insectivora u. Rodentia). Senckenbergiana biol. **49**, 89—98.

REBEL, H. (1933): Die freilebenden Säugetiere Österreichs als Prodromus einer heimischen Mammalienfauna. Wien Leipzig: Österr. Bundesverl.

REICHSTEIN, H. (1969): Wasserspitzmaus, *Neomys fodiens* (Pennant, 1771) mit hoher Embryonenzahl. Z. Säugetierkunde **34**, 226—228.

STEIN, G. H. W. (1954): Materialien zum Haarwechsel deutscher Insectivoren. Mitt. zool. Mus. Berlin **30**, 12—34.

TOSCHI, A.; LANZA, B. (1959): Fauna d'Italia: Generalità — Insectivora — Chiroptera. Bologna: Calderini.

WEBER, B. (1967): Beitrag zur Ernährung der Eulen und zur Verbreitung der Kleinsäuger in Haldensleben und Umgebung. Jschr. Kreismus. Haldensleben **8**, 79—85.

— (1970): Wasserspitzmaus, *Neomys fodiens,* mit 11 Embryonen. Hercynia **7**, 372—373.

Anschrift des Verfassers: Dr. FRANZ KRAPP, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, D-5300 Bonn 1, Adenauerallee 150—164

Méthodes de capture et d'élevage de la Pachyure étrusque *Suncus etruscus* (Savi, 1822) (Insectivora, Soricidae)

Par R. Fons

Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer

Réception du Ms. 11. 1. 1974

I. Introduction

L'étude directe de tout animal dans son environnement naturel, est sans nul doute la meilleure possibilité qui soit offerte aux zoologistes de comprendre les manifestations de la vie des individus en liberté. Toutefois, l'observation des Micromammifères dans leur milieu est toujours très difficile, voire impossible dans certains cas, et notamment chez les Soricidae.

Par sa petite taille, son extrême agilité, et son comportement thigmotactique, le plus petit Mammifère d'Europe, la Pachyure étrusque, a toujours échappé à l'oeil des zoologistes de terrain. Nous n'avons personnellement jamais eu l'occasion de surprendre des femelles dans le nid avec ses jeunes, au cours de cinq années de piégeage et de recherches dans les biotopes propices. Une seule fois, nous avons provoqué la fuite précipitée "en caravane" d'une femelle avec quatre jeunes.

Suncus etruscus est une espèce méditerranéenne qui ne semble pas rare dans cette région. Toutefois, sa capture est toujours difficile compte tenu du manque de moyens de piégeage appropriés à sa petite taille (l'adulte pèse 1,25 à 2,34 g) (Fons 1970), et de son indifférence vis à vis des appâts usuels, sa nourriture étant à peu près exclusivement à base de proies vivantes (Fons 1973).

Son maintien en captivité n'offre généralement pas de grandes difficultés (Koch et Vasserot 1957; Saint Girons 1957; Vogel 1970). Toutefois, la reproduction mise au point d'une technique appropriée (Fons 1972) (Fig. 4).

II. Méthode de Piégeage

Toutes nos captures ont été effectuées dans le département des Pyrénées-Orientales, entre Cerbère et Collioure. Plus particulièrement autour de Banyuls-sur-Mer, non loin du Centre d'Ecologie méditerranéenne du Mas de la Serre.

Les pentes ensoleillées de la vallée de la Baillaurie (cours d'eau temporaire) et celles longeant la route allant à la tour Madeloc, présentent les diverses associations végétales caractéristiques de cette région. Ces versants sont occupés par des vignobles (exploités ou abandonnés) avec çà et là de petits bosquets de Chênes verts *(Quercus ilex)*, ou le plus souvent les associations pionnières de cette série qui tendent à reconstituer la forêt climacique, de Chênes lièges *(Quercus suber)*, et quelques olivettes *(Olea europea)*.

Depuis le mois d'avril 1968, nous suivons quotidiennement des stations choisies dans ces différents biotopes, où nous avons obtenu 234 *Suncus etruscus* des deux sexes (103 ♀; 131 ♂)

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 204—210
© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7



Fig. 1. Piège d'interception dans un biotope propice à la capture de *Suncus etruscus.* La boîte métallique est placée au bas du muret en pierre sèche, d'une terrasse de vigne abandonnée et reconquise par une végétation xérophile

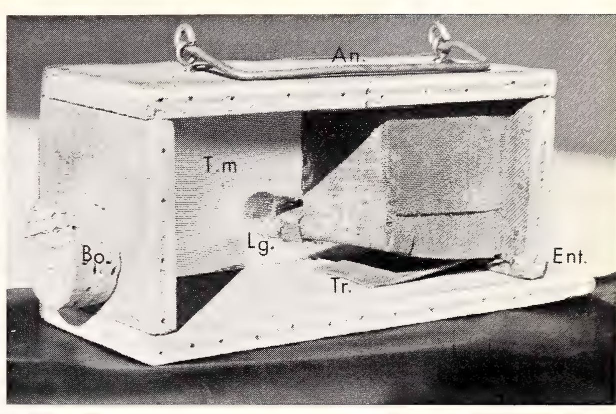


Fig. 2. Piège abris (voir la description dans le texte)

A. Moyens de capture

Les moyens de capture ont été de deux types:

1. pièges d'interception
2. pièges abris

1. *Piéges d'interception.* Nous avous utilisé des boîtes métalliques (25 cm de haut, 15 cm de diamètre), non appâtées (les fourmis détruisant rapidement les proies). Percées dans le fond, elles permettent ainsi d'éviter l'accumulation d'eau de pluie (Fig. 1). Il convient d'éliminer les bocaux de verre qui, certes ne s'oxydent pas, mais qui se remplissent d'eau régulièrement. Enfoncées dans la terre jusqu'au niveau du sol, ces boîtes interceptent tous les animaux de passage (divers Mammifères y compris certains Rongeurs, des Insectes, des Arachnides, des Myriapodes . . .) Elles permettent ainsi de connaître la faune des Intervertébrés vivant dans la même biocénose et qui sont susceptibles d'être dévorés par les Soricidae. Outre *Suncus etruscus,* ces pièges ont capturé *Crocidura russula* et *Crocidura suaveolens.*

Cependant, les boîtes métalliques permettent rarement, sauf pendant la saison chaude, d'obtenir des Pachyures étrusques vivantes destinées aux élevages. Leur efficacité à demeure, ne permet pas le changement. De plus comme il est indispensable de les placer soit au pied des vieilles souches d'Olivier, soit tout contre les murets des terrasses de cultures (vignes, olivettes), il est souvent très difficile de les enfoncer suffisamment dans les sols toujours minces des côteaux méditerranéens. Enfin, il est impossible d'éviter le cannibalisme de règle chez ces Musaraignes en cas de captures multiples.

2. *Pièges abris.* Les Soricidae en général, et tout particulièrement *Suncus etruscus,* ne supportent la contention du piège que pendant une courte période. Passées quelques heures, ils s'affaiblissent très rapidement (manque de mourriture, confinement, froid, stress) et lors du relevé matinal journalier, la majeure partie des animaux sont, soit morts, soit en trop mauvais état pour survivre en élevage. Afin que les Pachyures étrusques capturées aient toutes les chances d'être bien vivantes au moment du relevé des pièges, et par là même de survivre plus facilement au laboratoire, il convient de leur fournir de la nourriture vivante et de la litière (évitant les morts de faim et de froid, et le cannibalisme fréquent dans le cas des pièges d'interception).

Des pièges de bois de 18×9×7 cm ou de 20×10×7 cm adaptés spécialement à la

capture de *Suncus etruscus,* nous ont donné entière satisfaction (Fig. 2). L'ouverture est obtenue par le passage de la Musaraigne sur la trappe (Tr.), (en position ouverte sur le cliché). Un balancier à contrepoids très sensible (1,20 g) (nous avons capturé des Pachyures étrusques de 1, 25 g) ramène la trappe et maintient la fermeture en permanence. L'intérieur du boîter est rempli de tiges et de feuilles de *Brachypodium ramosum,* ou de tout autre matériau susceptible de fournir une litière. La nourriture (Grillons domestiques) est offerte en permanence. Ces derniers, plus actifs et certainement plus attractifs que les larves de Ver de farine ont donné de meilleurs résultats. Les Grillons se regroupant constamment, soit au fond du piège, soit contre la toile métallique des côtés, nous avons aménagé latéralement une loge (Lg.) qui permet d'enfermer 2 à 3 Orthoptères juste sur l'entrée (Ent.). De plus, ceux-ci ne peuvent pas être tués par la Pachyure capturée et continuent à être attractifs. Une ouverture obturée par un bouchon de liège (Bo.), permet de retirer les *Suncus etruscus* capturés. Peu coûteux, robustes et très facilement transportables (An.), ces pièges restent fonctionnels après la prise d'un premier individu. De plus, ils n'occasionnent pas de chute brutale de l'animal et n'émettent pas de bruits secs consécutifs à la capture, évitant ainsi tout “stress”.

III. Techniques d'élevage

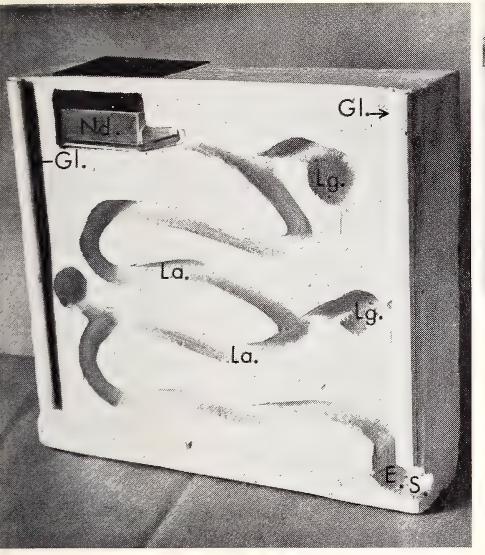
A. Le terrarium

Les Musaraignes étrusques sont maintenues en captivité, isolément, en couple ou encore en groupes composés d'un nombre plus ou moins important d'individus des deux sexes, dans des terrariums de 50×30×70 cm, à fond métallique; ils sont vitrés sur leurs quatre faces et fermés à l'aide d'un couvercle grillagé. Le sol est recouvert de terre provenant des stations de piégeage sur 7 à 8 cm d'épaisseur et parsemé de pierres et de brindilles de la graminée très commune dans les stations de capture, *Brachypodium ramosum.* Dès que l'animal est placé dans un terrarium, il cherche à se glisser sous les cailloux, les brindilles ou la mince couche de terre superficielle. Toutefois, il ne creuse que très rarement pour s'enfouir comme *Sorex araneus* par exemple (Crowcroft 1957).

B. Le nid

De toutes les catégories d'abris naturels proposés, c'est aux amas de cailloux offrant un passage semblable aux labyrinthes des murets que va leur préférence démontrant chez *Suncus etruscus* un comportement thigmotactique accentué. Bien entendu, l'observation de l'intérieur du nid nécessite la démolition régulière de l'amas de cailloux et perturbe ainsi les animaux. Nous n'avons jamais obtenu de gestation chez les femelles dans ce type d'abri, et avons renoncé à l'utiliser.

Un autre nid, ayant permis d'obtenir la reproduction de *Crocidura russula* et *C. suaveolens* semblait mieux convenir. Un godet de tourbe (6 cm de haut, 7 cm de diamètre) dont le fond a été découpé et enlevé au préalable est posé à l'envers sur le sol du terrarium. Une ou deux ouvertures permettent l'accès de l'animal à l'intérieur. Le fond est remplacé par la partie la plus petite d'une boîte de Pétri transparente et recouverte elle-même par l'autre partie rendue opaque avec de la peinture. Il suffit d'enlever ce dernier couvercle pour avoir accès visuellement à l'intérieur sans bouleverser l'atmosphère et l'ambiance des animaux. Ces nids adoptés par toutes les Musaraignes ont permis d'obtenir la reproduction normale du genre *Crocidura.* Au contraire, les femelles de *Suncus etruscus* ont toujours mis bas des embryons en cours de gestation ou mort-nés.



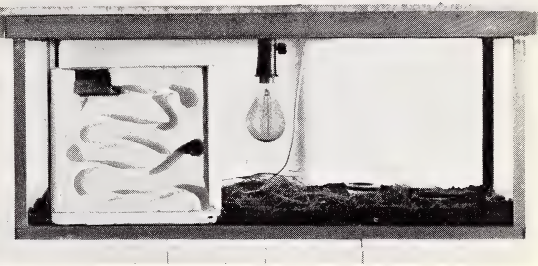


Fig. 3 (à gauche). Nid de plâtre. E. S.entrée ou sortie; Le labyrinthe creusé dans le bloc, aboutissant à plusieurs loges lg : où l'animal se repose, procède aux soins de toilette, mange et défèque parfois. Nd: nid principal; la plaque supérieure noire est amovible et permet de saisir les nouveau-nés pour les diverses manipulations. La fermeture totale est obtenue par une vitre maintenue par les deux glissières Gl.

Fig. 4 (à droite). Ensemble du dispositiof d'élevage, occupé par un couple de Musaraignes étrusques. Un individu est au repos dans une loge, l'autre est dans le nid principal. La plaque de carton placée contre la vitre du terrarium pour obtenir l'obscurité dans le bloc de plâtre a été enlevée

Nous n'avons obtenu un succès complet qu'avec un troisième type d'abri. Les nids que les Pachyures adoptent immédiatement délaissant même ceux qu'elles occupaient précédemment, sont ménagés dans un bloc de plâtre de 26×23×6 cm. Un labyrinthe aboutissant à une chambre principale y est creusé (fg. 3). Vitré sur le devant, ce type de nid permet une observation directe et permanente. Il est placé contre la paroi de verre du terrarium et l'obscurité y est obtenue par application d'une plaque de carton appliquée sur cette face. Au cours des saisons de reproduction de 1971, 1972 et 1973, 19 femelles ont mis bas 209 nouveau-nés (dont la 2 ème et la 3 ème génération). La réussite concernant la reproduction de *Suncus etruscus,* en captivité est sans nul doute liée à l'usage de tels nids. Le labyrinthe permet à l'animal des déplacements du même type que ceux offerts par les murets ou les tas de cailloux dans la nature.

C. Manipulations en captivité

Il est indispensable de manipuler les Musaraignes étrusques adultes suspendues par la queue. Leur fragilité, la taille infime et la vigueur que manifeste l'animal pour se défendre et essayer de s'enfuir, rendent tout autre possibilité dangereuse. La prise derrière la nuque ou par le thorax met rapidement la vie de la Pachyure en péril.

A la naissance, les jeunes *Suncus etruscus* pèsent 0,20 g environ, pour une longueur tête et corps comprise entre 14,2 et 15,4 mm (Fig. 5). Dépourvus de poils, aveugles, les lèvres et les doigts partiellement soudés, incapables de marcher, ils sont nidicoles et dépendent entièrement de leur mère (Fons 1972). Ils doivent donc être manipulés avec beaucoup de précartions. Les pinces dites «pinces souples» des entomologistes ont apporté toutes les garanties nécessaires. Les diverses manipulations quotidiennes (pesée et mensuration des nouveau-nés) n'ont perturbé semble-t-il aucune femelle. Les mères n'ont jamais abandonné leur portée et revenaient rapidement dans le nid commun.



Fig. 5. Jeunes *Suncus etruscus* de la même portée, âgés de trois jours, nés au laboratoire le 13 Juin 1971. La peau ridée est glabre. Seules les vibrisses faciales sensorielles sont visibles. Le pavillon extérieur de l'oreille est replié et rudimentaire. Les yeux ne sont pas apparents, les paupières étant soudées. Leur poids varie de 0,50 à 0,60 grammes. La longueur tête + corps est comprise entre 22 à 23 millimètres

Les adultes et les jeunes animaux sont pesés à l'aide d'une balance sensible à 0,1 mg, d'une portée maximale de 200 g. Les mensurations ont été établies à l'aide d'un pied à coulisse avec vernier équipé d'une loupe, permettant la lecture rapide avec une précision de 0,1 mm.

Afin de ne pas épuiser systématiquement les stations de piégeage, et de confirmer, dans la nature certains résultats obtenus au laboratoire (période d'activité sexuelle durée de vie, époque des mues ...) 102 Musaraignes étrusques des deux sexes ont été relâchées, le jour même et à l'endroit exact de leur capture. 67 jeunes Pachyures nées au laboratoire et d'âge connu ont également été lâchées loin des stations expérimentales. La technique de marquage (amputation de la phalange d'un doigt suivant un code préétabli) n'a jamais entraîné ni de mortalité, ni même de gêne apparente chez les témoins conservés au laboratoire.

D. Nourriture en captivité

La principale difficulté du maintien en cage des Soricidae et tout particulièrement de *Suncus etruscus,* réside dans la nécessité de fournir régulièrement et abondamment des proies vivantes. Ceci nécessite des élevages d'Insectes abondants, fastidieux, et peut entraîner de graves perturbations en cas de mortalités cycliques importantes. Des diverses nourritures proposées, les Insectes d'élevage (Grillons domestiques *Acheta domesticus* et les larves de Vers de farine *Tenebrio molitor)* ont toujours été préférés (Fig. 6)[1]. Toutefois, on peut maintenir et même obtenir la reproduction de certaines Musaraignes étrusques en les nourrissant de rate de Boeuf conservée au congélateur et non hechée. Quelques individus n'ont cependant jamais accepté une telle nourriture et seraient morts de faim à côté d'un morceau de rate fraîchement déposé; aucun autre régime carné (viande hachée, foie ...) ou partiellement végétarien n'a été accepté.

D'autre part, les divers Invertébrés capturés dans les stations de piégeage sont régulièrement offerts aux Pachyures captives (Fons 1973). Il semble que la Musaraigne étrusque consomme toute nourriture d'origine animale, à l'exception



Fig. 6. Habitus d'une Pachyure étrusque femelle dévorant une larve de Ver de farine *(Tenebrio molitor)*

[1] Monsieur L. Monte, Agent de service, a toujours assuré avec soin et compétence l'entretien de ces élevages. Je l'en remercie ici.

de certaines espèces:

– protégées chimiquement, *Iule* (Diplopode), *Meloe* (Coléoptère) *Graphosoma* (Hémiptère) ...
– trop fortement chitinisées, *Blaps, Asida, Scaurus* (Coléoptères) *Glomeris* (Diplopode) ...
– dépassant un seuil critique de taille, gros Orthoptères, Vertébrés ...

Les animaux captifs boivent régulièrement. L'eau est fournie à volonté et renouvelée tous les deux jours.

IV. Conditions climatiques dans le local d'élevage

Les amplitudes thermiques du local d'élevage sont plus faibles qu'à l'extérieur (15 à 30° C), la température moyenne étant de 20° C environ. Pendant l'hiver, la pièce est chauffée (chauffage central). Des lampes à filaments de carbone sont en outre allumées dans le terrarium afin de maintenir un seuil thermique minimal de 15 à 16° C.

Le degré hygrométrique de l'air du local d'élevage varie de 40 à 90 %. Il demeure donc assez proche de celui de l'extérieur. Toutefois, l'emploi d'un humidificateur d'air est parfois nécessaire pendant les journées très chaudes et sèches de l'été. De plus, le sol du terrarium est régulièrement arrosé d'eau tout au long de l'année.

Une grande fenêtre dépourvue de volet permet le maintien des conditions lumineuses normales dans le local d'élevage. Un éclairage électrique est souvent utilisé pendant la nuit pour permettre de fournir la nourriture et d'observer les diverses séquences du comportement des animaux.

Dans le nid, une plaque de carton maintient une obscurité permanente dans tout le labyrinthe du bloc de plâtre. Une lanterne Kodak à lumière rouge-orangé, employée pour l'éclairage des laboratoires photographiques, permet d'observer l'intérieur du nid de plâtre sans perturber l'animal.

V. Conclusions

Des méthodes relativement simples, qui ressortent plus du "bricolage" et de la patience, que de la technique sophistiquée, montrent que la parfaite connaissance du milieu et du genre de vie d'une espèce est indispensable avant de réussir un élevage. Celui-ci mis au point, les observations éco-éthologiques deviennent possibles et les résultats offrent un maximum de sécurité. Cet élevage nous a permis de rassembler des données sur la reproduction, la mue, l'activité et, ce qui était impossible dans la nature, le comportement des individus (sexuel, maternel, alimentaire, etc. . . .).

Remerciements

Il m'est agréable de remercier Mme M.-C. Saint Girons, Maître de Recherche au C. N. R. S. qui m'a toujours guidé et encouragé, depuis le début de mon travail. Mon père et mon frère m'ont apporté leur aide lors de la confection des très nombreux pièges, abris et nids de plâtre, qu'ils trouvent ici l'assurance de toute mon affection.

Résumé

L'auteur décrit les méthodes de captures et d'élevage de la Pachyure étrusque, *Suncus etruscus* (Savi, 1822). Des pièges abris offrant à l'animal une litière et de la nourriture vivante, per-

mettent d'obtenir des individus en bon état. La reproduction de la Musaraigne étrusque au laboratoire est sans nul doute liée à l'emploi des nids à labyrinthe, offrant à l'animal des circulations souterraines très proches de celles employées dans la nature, et convenant parfaitement au comportement thigmotactique de l'animal.

Summary

Methods of capture and of rearing of the Etruscan shrew Suncus etruscus (Savi, 1822) (Insectivora, Soricidae).

The author describes the methods of capture and of rearing of the Etruscan shrew, *Suncus etruscus* (Savi, 1822). The shelter-traps offer to the animal a litter and live food which allow to collect the trapped animals in good conditions. The reproduction of this shrew in laboratory conditions is without any doubt due to the use of labyrinth nests giving to the animals underground circulations very similar to those they use in the wild and which correspond well to their thigmotactic behaviour.

Zusammenfassung

Methoden zum Fang und zur Zucht der Etruskerspitzmaus Suncus etruscus (Savi, 1822)

Methoden zum Fang und zur Zucht der Etruskerspitzmaus *Suncus etruscus* (Savi, 1822) werden beschrieben. Die Tiere überstehen den Fang gut, wenn die Lebendfalle Schutz von Nässe und Wind bietet, und sie darin Streu und Lebendfutter vorfinden. Für den Zuchterfolg war es zweifellos entscheidend, daß den Spitzmäusen ein den natürlichen Verhältnissen entsprechendes Gangsystem aus Gips geboten wurde.

References

Crowcroft, P. (1957): The life of the Shrew. London: Max Reinhardt.

Fons, R. (1970): Contribution à la connaissance de la Musaraigne étrusque *Suncus etruscus* (Savi, 1822) Mammifère Soricidae). Vie Milieu, **21**, 209—218.

— (1972): Modalités de la reproduction et développement post-natal en captivité chez *Suncus etruscus* (Savi, 1822). Mammalia, **37**, 288—324.

— (1974): Le répertoire comportemental de la Pachyure étrusque, *Suncus etruscus* (Savi, 1822) en captivité. Terre Vie **28**, 131—157.

Koch, J. L.; Vasserot, J. (1957): Observations concernant un *Suncus etruscus* capturé aux environs de Banyuls. Vie Milieu. **8**, 486—490.

Saint Girons, M.-C. (1957): Contribution à la connaissance de la Pachyure étrusque. Mammalia, **21**, 69—76.

Vogel, P. (1970): Biologische Beobachtungen an Etruskerspitzmäusen *Suncus etruscus* (Savi, 1822). Z. Säugetierkunde, **35**, 173—185.

Adresse de l'auteur: Roger Fons, Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer, France.

A comparative study of the chromosome banding patterns of *Mesocricetus newtoni* and *Mesocricetus auratus*

By I. VOICULESCU[1]

Institut für Humangenetik und Anthropologie der Universität Freiburg i. Br.

Receipt of Ms. 12. 7. 1973

Introduction

The significance of karyotype analysis for establishing phylogenetic relationships within or between different taxa has been clearly demonstrated, especially through the investigations, amongst others, by MATTHEY (1961, 1964), NADLER (1969) and HSU and ARRIGHI (1966). Nevertheless, the restrictions of the techniques available have not always yielded conclusive results. Some attempts have been made to recognize homologies between the chromosomes of related species using idiograms. The most recent reports were those by FREDGA (1972) for mongooses (Viverridae), and by TODD et al. (1972) for three hamster species within the genus *Mesocricetus*.

The recent special staining techniques (C-, G- and Q-banding) allow a superior identification of homologous chromosomes, and the individual chromosome pairs of every species can be differentiated. On the other hand, the chromosomal changes having occurred during evolution may be traced. Therefore, it may be possible to throw more light upon the mechanisms which determine the actual configuration of the karyotype of a particular species. Under this aspect we have performed a comparative study of the chromosome banding patterns of two hamster species belonging to the genus *Mesocricetus*.

The karyotype of the Syrian hamster (*Mesocricetus auratus* $2n = 44$) is well established (GALTON and HOLT 1964; LEHMAN et al. 1963; FREDGA and SANTESSON 1964; SCHMID 1967; HSU and ARRIGHI 1971).

RAICU and BRATOSIN (1966) und RAICU et al. (1968) described the karyotype of the Rumanian hamster (*Mesocricetus newtoni*), having a diploid complement of 38 chromosomes. Recently the distribution of constitutive heterochromatin and the chromosomal banding pattern of this species has been reported by us (VOICULESCU et al. 1972).

It is attempted here to establish the degree of concordance in the chromosomal banding patterns, and to discuss the possible mechanisms involved in karyotype differentiation of these two species.

Material and methods

The Rumanian hamster is a wild living animal of South-Eastern Rumania (The province Dobroudja) and Bulgaria, occuring in a very restricted location. The specimens used in this study were kindly supplied by Prof. P. RAICU and Dr. L. MANOLACHE, Bukarest.

[1] Fellow of the Alexander von Humboldt-Stiftung.

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 211—219
© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Bone marrow air-dryed and flame-dryed chromosome preparations were produced for utilization of the C-staining and G-staining method, respectively.

The special staining for constitutive heterochromatin was performed according to the method described by ARRIGHI and HSU (1971).

Chromosomal G-banding patterns were obtained using the procedure described by SCHNEDL (1971) with some modifications. The Giemsa staining was made according to CHAUDHURI et al. (1971).

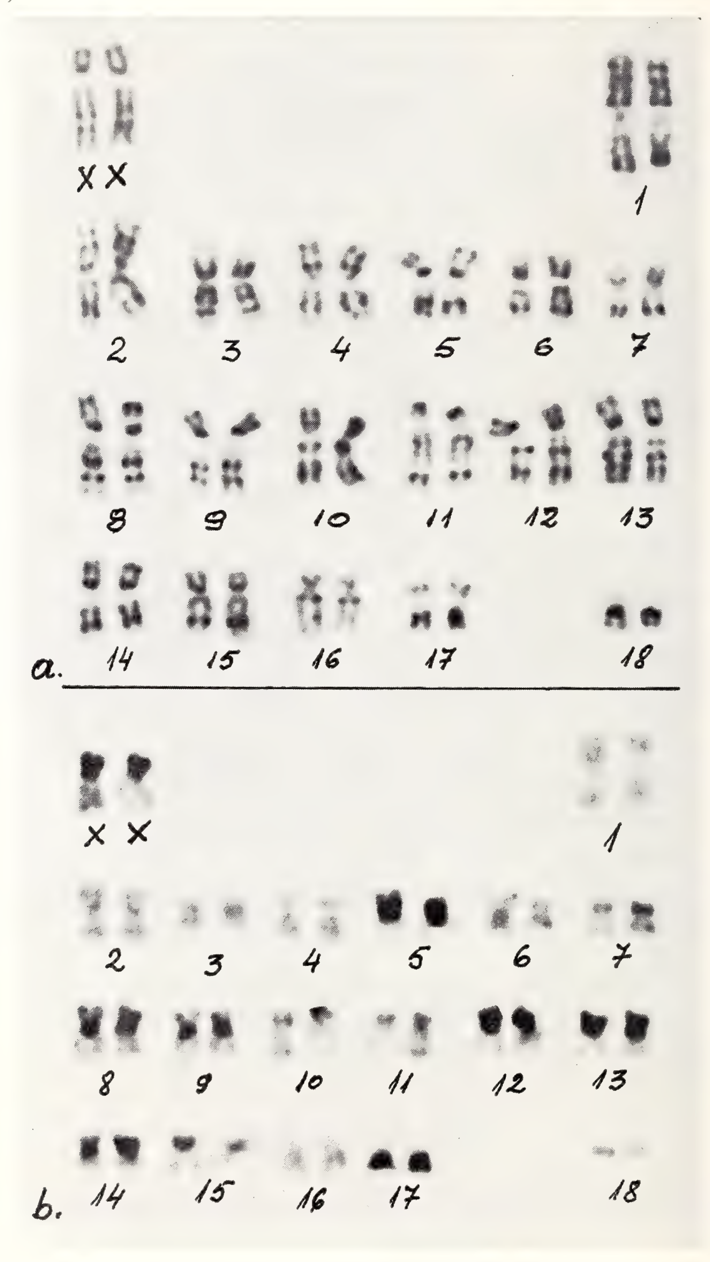


Fig. 1. Karyotype of the Rumanian hamster *(M. newtoni)*.
a = G-banding pattern; b = C-banding pattern

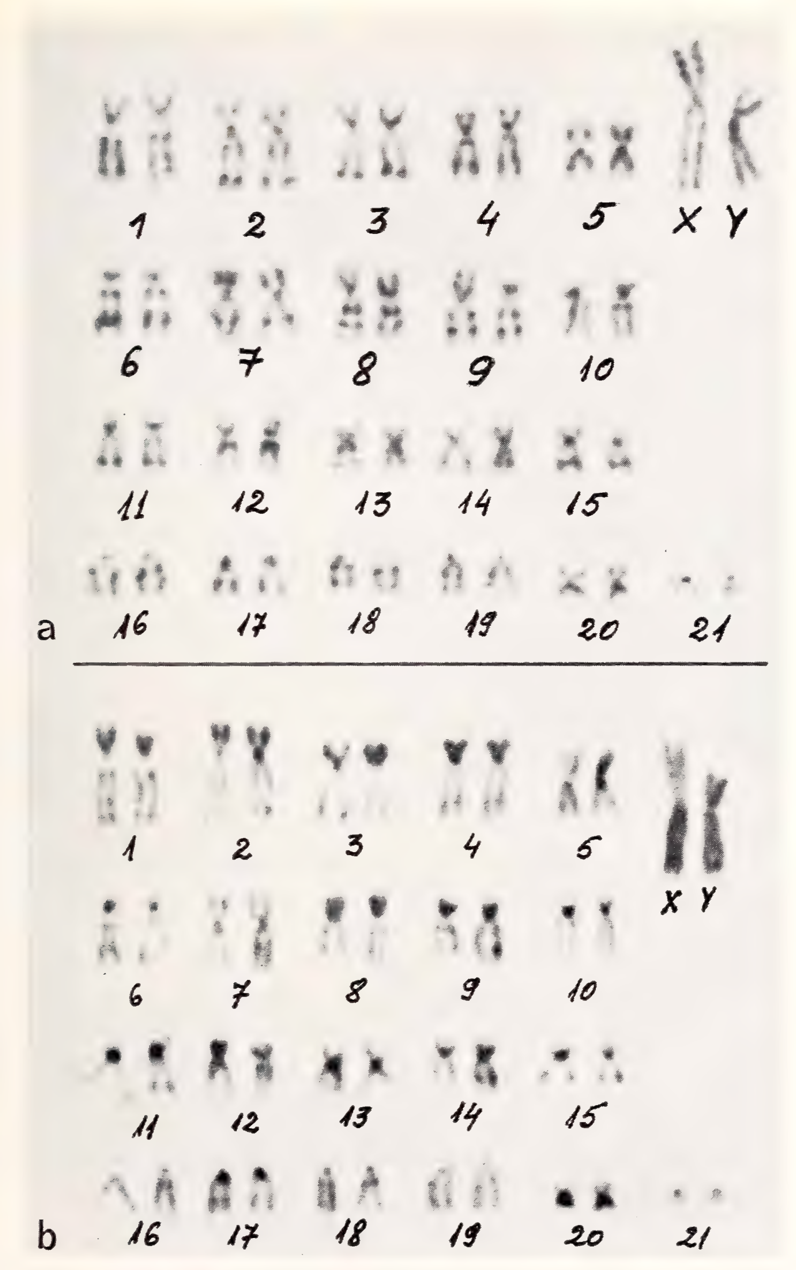


Fig. 2. Karyotype of the Syrian hamster *(M. auratus)*.
a = G-banding pattern; b = C-banding pattern

Results

The chromosomal G-banding patterns of the two hamster species are illustrated in figs. 1a and 2a respectively. Since it will be demonstrated that the difference in fundamental number (FN) of these two species is due to differences in the distribu-

tion of constitutive heterochromatin, we present the localization of heterochromatin within he karyotypes in figs. 1b and 2b respectively, as obtained by the C-staining technique. In order to clearly identify the chromosomes of the Syrian hamster carrying entirely heterochromatic short arms, we have selected metaphases stained by the C-banding technique which also exhibited the G-banding pattern to a certain degree. In the Rumanian hamster this was not necessary since those particular chromosomes had already been identified in our recent report (Voiculescu et al. 1972). Fig. 3 shows the chromosomes of both species arranged in such a way that the banding patterns correspond to each other, indicating their presumed homology.

Taking into account that the Rumanian hamster has a lower number of chromosomes than the Syrian hamster, and that all the chromosomes are biarmed, the chromosomal set of this species is used as the basis for comparison. In the following we describe the homologies of the banding pattern between the chromosomes or chromosomal segments of the two species, as illustrated in fig. 3.

	Mesocricetus newtoni	*Mesocricetus auratus*
Chromosome 1:	— short arm	long arm of chromosome 1
	— long arm	long arm of chromosome 3

The short arms of chromosomes 1 and 3 of the Syrian hamster are heterochromatic (C-staining, fig. 2b). A very characteristic feature of chromosome 1 of the Syrian hamster is the presence of an unstained zone on the long arm near the centromere. This feature is also present on the short arm of chromosome 1 of the Rumanian hamster.

Chromosome 2:	— short arm	acrocentric chromosome 19
	— long arm	acrocentric chromosome 17

This is a typical example of centric fusion of the Robertsonian type.

Chromosome 3:	— short arm	long arm of chromosome 12
	— long arm	acrocentric chromosome 16

The short arm of chromosome 12 of the Syrian hamster is heterochromatic (C-staining, fig. 2b).

Chromosome 4:

It can be considered as homologous to chromosome 7 of the Syrian hamster. The different centromeric index is due to an additional telomeric heterochromatic band on the short arm of chromosome 4 of *M. newtoni.*

Chromosome 5:

The banding patterns correspond satisfactorily.
The short arm is longer in chromosome 5 of the Rumanian hamster, which results in a different cetromere index. The C-staining proves that the short arms of both chromosome pairs are heterochromatic.

Chromosome 6: Chromosome 5

An unstained zone on the short arms near the centromeres is a characteristic feature of these chromosomes.

Chromosome 7: Chromosome 15

The banding patterns prove the homology of these Chromosomes. The short arm of chromosome 7 *(M. newtoni)* has an additional telomeric heterochromatic band which results in a different centromeric index.

Chromosome 8: Chromosome 8

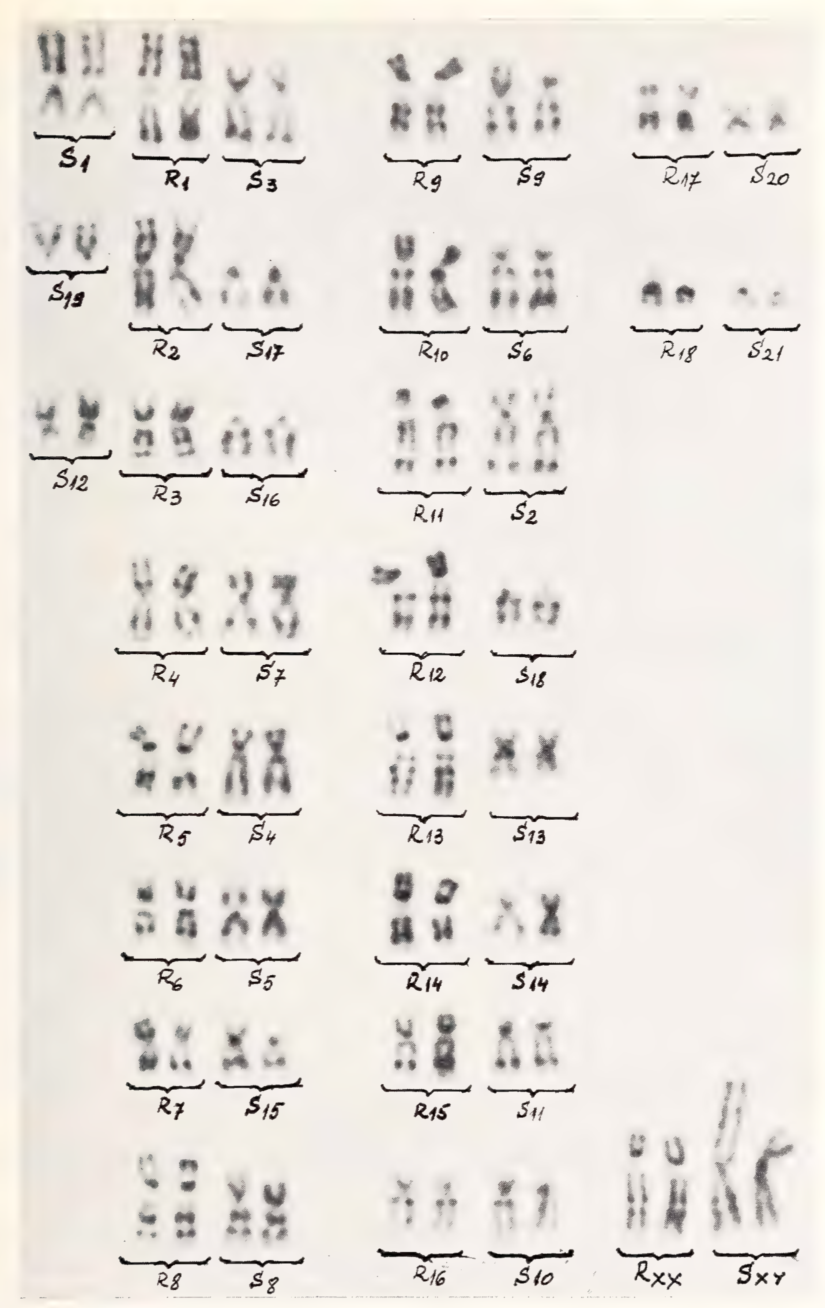


Fig. 3. Karyotypes of Rumanian and Syrian hamsters arranged in columns to show their presumed homology. R = Rumanian hamster; S = Syrian hamster

Chromosome 9: Chromosome 9

In the Rumanian hamster chromosomes 8 and 9 have a larger unstained region on the long arm near the centromere than the chromosomes 8 and 9 from the Syrian hamster.

Chromosome 10: Chromosome 6

Perfect homology exists between these two chromosomes. In the Rumanian hamster the short arm of chromosome 10 has an additional heterochromatic band at the telomere, emphasized by the C-staining (fig. 1b).

Chromosome 11: Chromosome 2

A large unstained region between the central and distal third of the long arms, and a small one on the short arms near the centromeres of both chromosomes are characteristic features. The short arms are unequal that of chromosome 2 being longer than that of chromosome 11, therefore the centromeric indices are different. The C-staining shows the short arm of chromosome 2 (Syrian hamster), and a telomeric band on the short arm of chromosome 11 (Rumanian hamster) to be heterochromatic (figs. 1b and 2b).

Chromosome 12:

– short arm heterochromatic (fig. 1b)
– long arm – acrocentric chromosome 18

Chromosome 13:

– short arm heterochromatic (fig. 1b)
– long arm – whole chromosome 13

Regarding chromosome 13 of the Syrian hamster, we presume a translocation of the short arm to the long arm (pericentric inversion) resulting in the long arm of chromosome 13 of the Rumanian hamster; then, banding patterns are in accordance with those of the long arm of chromosome 13 (Rumanian hamster) (fig. 4).

Chromosome 14:

– long arm – long arm of chromosome 14

The short arms are heterochromatic (C-staining). On the long arm of chromosome 14 of the Rumanian hamster an unstained zone near the centromere exists resulting in a different centromeric index.

Chromosome 15:

– long arm – long arm of chromosome 11

The short arm of chromosome 15 is heterochromatic (fig. 1b) and longer.

Chromosome 16: Chromosome 10

Chromosome 17:

As in the chromosome 14 of the Rumanian hamster, the long arm of chromosome 17 exhibits an unstained zone near centromere, resulting in a different centromeric index.

Fig. 4. Pericentric inversion on chromosome 13 of the Syrian hamster (S 13); the corresponding bands are located in the long arm of chromosome 13 of the Rumanian hamster (R 13).

Chromosome 18: Probably chromosome 21

Chromosome X:

There is good homology in the euchromatic segments, which posses two characteristic bands each. This banding pattern seems to be a general feature of the eutherian X-chromosome. We have observed an identical banding pattern in *Microtus agrestis* and in *Mus musculus.*

Chromosome Y:

In both species the Y-chromosomes are heterochromatic and show no banding pattern.

Discussion

In a recent report YERGANIAN (1972), refering to the species *Mesocricetus auratus* (2n = 44), *Mesocricetus brandti* (2n = 42) and *Mesocricetus newtoni* (2n = 38) suggested that: „one cannot judge whether the trend in speciation followed a numerical increase, i. e., 38—42—44, or numerical decrease, i. e., 44—42—38 in the number of chromosomes".

Indeed, not even the banding methods offer more precise clues to this question. The analysis of the banding pattern reveals only the extent of concordance, and not the trend of speciation in the two species examined here. Arbitrarily, we consider the karyotype with 2n = 44 as the ancestral one. In favour of this assumption is the occurence of one Robertsonian translocation, two accrocentrics of the Syrian hamster forming one metacentric of the Rumanian hamster. However, this as well as the other mechanisms discussed subsequently, can also be interpreted conversely. A more comprehensive study including all the species that belong to the genus *Mesocricetus,* could possibly give closer information on the trend of speciation within this genus.

The results of our study demonstrate a good correspondence in the banding patterns either of whole chromosomes, or of chromosomal segments of the Rumanian and Syrian hamsters.

Refering to the possible mechanisms that occured during speciation of hamsters, WURSTER et al. (1971) supposed that Robertsonian fusions played an insignificant part, inversions and translocations being more important. Our results confirm this opinion. We identified only one translocation of the Robertsonian type, i. e. the metacentric chromosome 2 of the Rumanian hamster resulting from a centric fusion of the acrocentric chromosomes 19 and 17 of the Syrian hamster. In another two presumptive translocations which resulted in the chromosomes 1 and 3 of the Rumanian hamster, the long arms of two submetacentrics, and the long arm of a submetacentric together with an acrocentric chromosome were involved respectively. The C-staining proved that the short arms of all the 3 submetacentrics participating in translocations are heterochromatic. Therefore, from these 3 translocations six heterochromatic short arms remain in the Syrian hamster, while being unpaired in the Rumanian hamster.

The fundamental number (FN) is 80 for the Syrian hamster and 76 for the Rumanian hamster. WURSTER et al. (1971) gave a FN = 78 for the Syrian hamster, probably because they considered chromosome pair no. 21 as being uniarmed. Since in the Rumanian hamster the chromosome pair no. 18 is alike and probably homologous to no. 21 of the Syrian hamster, we consider both chromosome pairs to be biarmed, giving a FN = 80 for the latter.

Taking into account that chromosome 12 of the Rumanian hamster has a heterochromatic short arm in contrast to the corresponding chromosome 18 of the Syrian hamster (which is acrocentric), only four of the six heterochromatic short arms in the Syrian hamster mentioned above are left, resulting in the difference in the FN of the two species. The resumed pericentric inversion of chromosome 13 of the Syrian hamster, resulting in the long arm of chromosome 13 of the Rumanian hamster, does not modify the FN, since, in addition, chromosome 13 of the Rumanian hamster has a heterochromatic short arm.

Our analysis revealed the presence of additional telomeric heterochromatic bands on the short arms of some of the chromosomes (the chromosomes 4, 5, 7, 10, 15 of *M. newtoni* compared to 7, 4, 15, 6, 11 of *M. auratus* respectively, and a longer short arm of chromosome 2 of *M. auratus* compared to the short arm of chromosome 11 of *M. newtoni).* From these observations, it could be concluded that of the four hete-

rochromatic short arms remaining from the above estimate, according to the FN two could correspond to the heterochromatic short arms of chromosome pair no. 13 of *M. newtoni*. On five chromosome pairs of the Rumanian hamster, additional heterochromatic telomeric bands exist in contrast to their correlates in the Syrian hamster; in the Syrian hamster only one chromosome pair (no. 2) possesses a supplementary heterochromatic band on its short arm, contrary to its correlate in the Rumanian hamster.

In conclusion, a rough assessment indicates that within the autosomes, the quantity of constitutive heterochromatin remains approximately constant, and the difference in FN is due to the presence of four supplementary heterochromatic short arms in the Syrian hamster; however, this heterochromatin is nevertheless present and can tentatively be located in the karyotype of the Rumanian hamster.

Hsu and Arrighi (1971) assumed the addition of heterochromatin for the formation of new arms to be a possible mechanism of karyotype evolution in the Syrian hamster. Since both of the hamster species examined here have some chromosomes with entire heterochromatic short arms, this hypothesis does not contribute to the problem of the ancestral hamster genome.

In the sex chromosomes, the quantity of constitutive heterochromatin is different between these two species. It is known that the X-chromosome of *M. auratus* represents about 10,2 % of the female haploid complement (Schmid 1967). For the X-chromosome of *M. newtoni* we have estimated this figure to be 7,4 % (Voiculescu et al. 1972). It can be assumed that the euchromatic segments of the X-chromosomes in both species are of equal size and homologous having the same banding pattern. For the difference in length, therefore, a larger quantity of constitutive heterochromatin on the X-chromosome of *M. auratus* is responsible. The Y-chromosome seems also to be longer in the Syrian hamster.

Summary

The presumed homology between the chromosomes of Rumanian and Syrian hamsters is discussed. In general a good correspondence of the chromosomal banding patterns of these two species is found. The difference in fundamental number (FN = 76 in *M. newtoni* and 80 *in M. auratus*) is due to four additional heterochromatic short arms in the Syrian hamster. This heterochromatin nevertheless is present and can tentatively be located in the karyotype of the Rumanian hamster. It is concluded that within the autosomes, the quantity of constitutive heterochromatin remains approximately constant in both species. In this study translocations were found to be a frequent chromosomal change; amongst these, only one of the Robertsonian type was observed. The euchromatic segments of the X-chromosomes possess two characteristic bands and this banding pattern seems to be a general feature of eutherian X-chromosomes.

Zusammenfassung

Eine vergleichende Untersuchung über Bänderungsmuster der Chromosomen von Mesocricetus newtoni und Mesocricetus auratus

Die Frage der Homologie zwischen den Chromosomen des rumänischen Hamsters und des Goldhamsters wird untersucht. Die Bänderungsmuster auf den Chromosomen beider Species entsprechen sich weitgehend. Der Unterschied in der Anzahl Chromosomenarme (76 bei *M. newtoni* und 80 bei *M. auratus)* ist durch vier heterochromatische kurze Arme bedingt, die sich beim Goldhamster zusätzlich finden. Diese heterochromatischen Anteile lassen sich jedoch auch mutmaßlich im Chromosomensatz des rumänischen Hamsters nachweisen. Daraus ist zu schließen, daß der Anteil an konstitutivem Heterochromatin auf den Autosomen bei beiden Species etwa gleich ist. Weiterhin ließen sich eine Anzahl von Translokationen nachweisen, durch die sich die beiden Arten unterscheiden, darunter nur eine Robertsonsche Translokation. Die euchromatischen Segmente des X-Chromosoms weisen zwei charakteristische Bänder auf, die auch auf den X-Chromosomen anderer Plazentalier zu beobachten sind und daher ein generelles Merkmal darstellen dürften.

Acknowledgements

I wish to express my sincere gratitude to Prof. Dr. U. WOLF who made valuable criticism of the manuscript and to Dr. W. VOGEL for his suggestions and criticism.

References

ARRIGHI, F. E.; HSU, T. C. (1971): Localization of heterochromatin in human chromosomes. Cytogenetics **10**, 81–86.

CHAUDHURI, J. P.; VOGEL, W.; VOICULESCU, I.; WOLF, U. (1971): A simplified method of demonstrating Giemsa-band pattern in human chromosomes. Humangenetik **14**, 83—84.

FREDGA, K. (1972): Comparative chromosome studies in mongooses (Carnivora, Viverridae) I. Idiograms of 12 species and karyotype evolution in Herpestinae. Hereditas **71**, 1—74.

FREDGA, K.; SANTESSON, B. (1964): Male meiosis in the Syrian, Chinese and European hamsters. Hereditas **52**, 36—48.

GALTON, M.; HOLT, S. F. (1964): DNA replication pattern of the sex chromosomes in somatic cells of the Syrian hamster. Cytogenetics **3**, 97—101.

HSU, T. C.; ARRIGHI, F. E. (1966): Chromosomal evolution in the genus *Peromyscus* (Cricetidae, Rodentia). Cytogenetics **5**, 355—359.

HSU, T. C.; ARRIGHI, F. E. (1971). Distribution of constitutive heterochromatin in mammalian chromosomes. Chromosoma (Berl.) **34**, 243—253.

LEHMAN, J.; MACPHERSON, I.; MOORHEAD, P. (1963): Karyotype of the Syrian hamster. J. Nat. Cancer Inst. **31**, 639—651.

MATTHEY, R. (1961): Cytologie comparée des Cricetinae paléarctiques et américains. Rev. Suisse Zool. **68**, 41—61.

— (1964): Evolution chromosomique et spéciation chez les *Mus* du sousgenre *Leggada* Gray 1937. Experientia **20**, 657—666.

NADLER, C. F. (1969): Chromosomal evolution in Rodents. In: Comparative Mammalian Cytogenetics. Ed. by. K. BENIRSCHKE. New York: Springer.

RAICU, P.; BRATOSIN, S. (1966): Le caryotype chez le *Mesocricetus newtoni* (Nehring, 1898). Z. Säugetierkunde **31**, 251—255.

RAICU, P.; HAMAR, M.; BRATOSIN, S.; BORSAN, I. (1968): Cytogenetical and biochemical researches in the Rumanian hamster *(Mesocricetus newtoni)*. Z. Säugetierkunde **33**, 186—192.

SCHMID, W. (1967): Heterochromatin in mammals. Arch. Klaus-Stift. **42**, 1—60.

SCHNEDL, W. (1971): Analysis of the human karyotype using a reassociation technique. Chromosoma (Berl.) **34**, 448—454.

VOICULESCU, I.; VOGEL, W.; WOLF, U. (1972): Karyotyp und Heterochromatinmuster des rumänischen Hamsters *(Mesocricetus newtoni)*. Chromosoma (Berl.) **39**, 215—224.

WURSTER, D. H.; SNAPPER, J. R.; BENIRSCHKE, K. (1971): Unusually large sex chromosomes: new methods of measuring and description of karyotypes of six rodents (Myomorpha and Hystrichomorpha) and one Lagomorph (Ochotonidae). Cytogenetics **10**, 153—176.

YERGANIAN, G. (1972): History and cytogenetics of hamsters. Progr. in Exp. Tumor Res. **16**, 2—41.

Author's address: Dr. I. VOICULESCU, Institute of Biological Sciences, Dept. of Genetics, Spl. Independentei 296, Bucharest 17/Romania

Zur Variabilität des Molaren-Schmelzschlingenmusters der Nordischen Wühlmaus, *Microtus oeconomus* (Pallas, 1776)

Von Werner Jorga

Eingang des Ms. 3. 12. 1973

Einleitung

Für die Taxonomie der Wühlmäuse sind die Backenzahn-Schmelzschlingenmuster von besonderer Wichtigkeit. Bei Gewöllanalysen und pleistozänen Ausgrabungen bieten sie als Art- und Gattungskennzeichen oft die einzige Determinationsmöglichkeit (Reichstein 1966). Da mit der Bildung der Schmelzkappen keine Formveränderungen der Zähne mehr eintreten, kommt diesen Mustern gerade bei der Bestimmung von juvenilen Microtinae, die nach äußeren Merkmalen nicht immer exakt zu bestimmen sind, Bedeutung zu.

Diagnostisch von Wichtigkeit sind im Gebiß der Wühlmäuse vor allem die Schmelzschlingenmuster des vorderen unteren Backenzahnes (M_1) und des dritten oberen M^3, in einzelnen Fällen auch die des zweiten oberen (M^2).

Die Nordische Wühlmaus besitzt normalerweise am M_1 vier geschlossene Schmelzdreiecke (innen zwei, außen zwei) und am dritten oberen M^3 vier Schmelzzacken (innen zwei, außen zwei). Diese Kombination gilt bei *Microtus oeconomus* als „Normalform" (Abb. 1 und 2; N = Normalform).

Neben den sich aboral verjüngenden Gaumenspalten ist diese Form des Kauflächenbildes von M_1 und M^3 das sicherste Erkennungsmerkmal am Schädel der Nordischen Wühlmaus (Kahmann 1951; Mohr 1954; Heptner 1956; Gaffrey 1961; Zimmermann 1961, 1966; März 1969; Bohlken und Reichstein 1971).

Aber gerade diese für die Taxonomie der Wühlmäuse bedeutungsvollen Molaren besitzen eine enorme Variationsfähigkeit (Rörig und Börner 1905; Ognew 1950; Ehik 1953; Bauer 1953; Kratochvil und Rosicky 1955; Stein 1958), so daß Fehldeterminationen nicht immer ausgeschlossen sind (Reichstein und Reise 1965; Reichstein 1966).

Es ist wichtig, die innerartliche Variabilität hier möglichst vollständig zu erfassen, und dies gelingt nur bei umfangreicher Materialgrundlage. Wesentlich kann eine solche Bestandsaufnahme auch für die Beurteilung evolutiver Veränderungen sein, da den Molaren der Microtinen dabei eine Schlüsselrolle zukommt (Herre 1962; Guthrie 1965). Gekennzeichnet wird die Phylogenie der Schmelzschlingenmuster durch zunehmende Komplizierung. Die ältesten Muster sind die einfachsten. So sind von pliozänen Wühlmäusen bisher keine dritten oberen Molaren mit mehr als zwei Innenschlingen bekannt (G. H. W. Stein briefl.), wogegen rezente *M. oeconomus* bis zu fünf besitzt.

Material

Zur Untersuchung lagen 386 Schädel von *Microtus oeconomus* aus Fallenfängen des Verfassers in den südlichen Randgebieten des Areals dieser Wühlmaus auf dem Gebiet der DDR in den Jahren 1967 bis 1968 und 1970 bis 1972 vor. Die Tiere stammen aus sumpfigen Wiesen der Orte Eulo, Klein-Jamno, Simmersdorf, Klein-Kölzig (Kreis Forst), Neuendorf, Branitz

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 220—229
© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

(Kreis Cottbus), Groß-Mehßow (Kreis Calau), Bornsdorf, Wierigsdorf (Kreis Luckau), Brandis, Knippelsdorf (Kreis Herzberg, südlich des Niederen Flämings), Herbersdorf, Ihlow (Kreis Jüterbog, südlich des Niederen Flämings), Glashütte (Kreis Zossen), Schöneweide, Luckenwalde (Kreis Luckenwalde), Niemegk (Kreis Belzig), Ziesar (Kreis Brandenburg) und Paplitz (Kreis Genthin) (JORGA 1971).

Außerdem wurden zum Vergleich 95 Schädel der Nordischen Wühlmaus aus der Umgebung von Fürstenwalde/Spree (G. H. W. STEIN leg). und sechs Schädel von Kis-Balaton (Ungarn) aus der Sammlung des Berliner Zoologischen Museums durchmustert.

Für eine kritische Durchsicht des Manuskriptes habe ich Prof. Dr. STEIN zu danken.

Ergebnisse

Variabilität des M_1

Das Schmelzschlingenmuster des ersten unteren Backenzahnes, das für *Microtus oeconomus* ja arttypisch ist, zeigt nach den Untersuchungen von RÖRIG (1909) sowie VAN WIJNGAARDEN und ZIMMERMANN (1965) auf dem Gebiet der DDR keine größeren Abweichungen. Nach SCHAEFER (1935) existieren jedoch bei 10 Prozent der Tiere aus Kostrzyn auch M_1 mit fünf geschlossenen Dreiecken (drei geschlossene Dreiecke an der Zahninnenseite, zwei an der Zahnaußenseite). Bei der Durchsicht von 33 Kiefern der Nordischen Wühlmaus aus Nordostpolen konnte er dieses Muster nicht entdecken (vgl. Abb. 1, Varianten 10 und 11).

OGNEW (1950) gibt vier Varianten des M_1 mit fünf geschlossenen Dreiecken bei Tieren aus Archangelsk, Sosnowki, der Mongolei und von der Insel Schantar an, verzichtet aber auf quantitative Angaben. Auch EHIK (1953) findet bei *Microtus oeconomus mèhelyi* in Ungarn dieses Merkmal.

Nach den Untersuchungen von KRATOCHVIL und ROSICKY (1955) kommen bei slowakischen Populationen unter 100 Schädeln mindestens 20 mit fünf geschlossenen Schmelzdreiecken am M_1 vor. An Gewöllschädeln ausgegrabener *M. oeconomus* (Westküste Schleswig-Holsteins) registrierte REICHSTEIN (1970) dieses Muster am M_1 bei

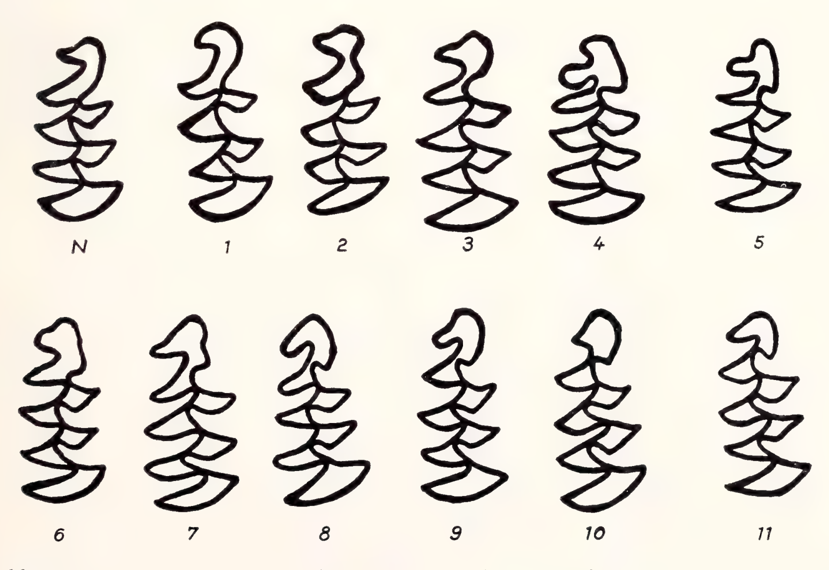


Abb. 1. Variabilität des ersten Molaren (M_1) im rechten Unterkiefer von *M. oeconomus*

Tabelle 1

Variabilität des ersten Molaren (M1) im rechten Unterkiefer von *Microtus oeconomus*

(Fürstenwalde/Spree und Untersuchungsgebiet)

Fundorte	Anzahl der untersuchten Unterkiefer	Häufigkeit der Varianten												Sonderform in Fürstenwalde
		N	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
Fürstenwalde/Spree	91	79	1					4	1	5				1
Eulo	9	6							1		2			
Klein-Jamno	14	8						1	1		2	1	1	
Simmersdorf	1	1												
Klein-Kölzig	40	21	2	2	1		1	6	3	3			1	
Neuendorf	2	1							1					
Branitz	40	31						5	2	2				
Groß-Mehßow	5	1			2		1			1				
Wierigsdorf	1									1				
Südlich des Niederen Flämings	26	15	1			1		7		2				
Knippelsdorf	87	26	33	1	4		1	3	3	1	13	2		
Glashütte	2	2												
Schöneweide	1		1											
Luckenwalde	8	3			1			1		1		2		
Niemegk	12	5	3					1	1	2				
Ziesar	32	25	1					1	2	3				
Paplitz	12	9					1			2				

4 von 35 Zähnen. In meinem Material fand es sich bei drei Unterkiefern aus dem Kreise Forst und bei zwei von Luckenwalde und Knippelsdorf (Tab. 1).

Weitere 40 Unterkiefer von der südlichen Arealgrenze in der DDR und sechs Schädel von Fürstenwalde/Spree zeigten am M_1 vier geschlossene Dreiecke und ein bis auf einen winzigen Zwischenraum nicht geschlossenes fünftes Dreieck (Varianten 4, 5, 8 und 9, Tab. 1 / Abb. 1).

Bei 13 Schädeln aus Knippelsdorf und bei vier aus dem Kreise Forst (Eulo, Klein-Jamno) ähnelt der M_1 dem ersten unteren Backenzahn von *Microtus nivalis* (Variante 9, Tab. 1 / Abb. 1). Die Varianten 4, 5 und 11 der Abb. 1 kommen relativ selten vor (Tab. 1). Dagegen ist die Variante 6 neben der Normalform und Variante 8 die dritthäufigste Form des M_1 im Untersuchungsgebiet. Eine gewisse Ausnahme stellen die Schmelzschlingenmuster des M_1 der Tiere aus Knippelsdorf dar. Hier ist die Variante 1 häufiger als die Normalform. Als dritthäufigste Form folgt die Variante 9. Auffallend sind die öfter auftretenden M_1 mit einer zusätzlichen Schmelzschlinge am oralen Abschnitt der Außenseite (Varianten 2, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11).

Variabilität des Schmelzschlingenmusters am M^3

Während bei *Microtus oeconomus méhelyi* fünf Schlingen an der Innenseite des M^3 recht häufig sind (Ehik 1953; Bauer 1953; Kratochvil und Rosicky 1955), kommt es bei den Wühlmäusen aus der VR Polen und der DDR selten zu diesem Muster (Rörig und Börner 1905; Rörig 1909 und van Wijngaarden und Zimmermann 1965).

Auch Reichstein (1970) stellte keine Variabilität des M^3 bei Fossilmaterial aus Elisenhof (Westküste Schleswig-Holsteins) fest. Ognew (1950) gibt Formen des M^3 mit fünf Innenschlingen für Tiere von Semipalatinsk und von der Insel Schantar an, die meinen Varianten 18 und 22 (Abb. 3) ähnlich sehen.

Ich konnte fünf Schlingen an der Innenseite des M^3 (Varianten 18, 19, 20, 21

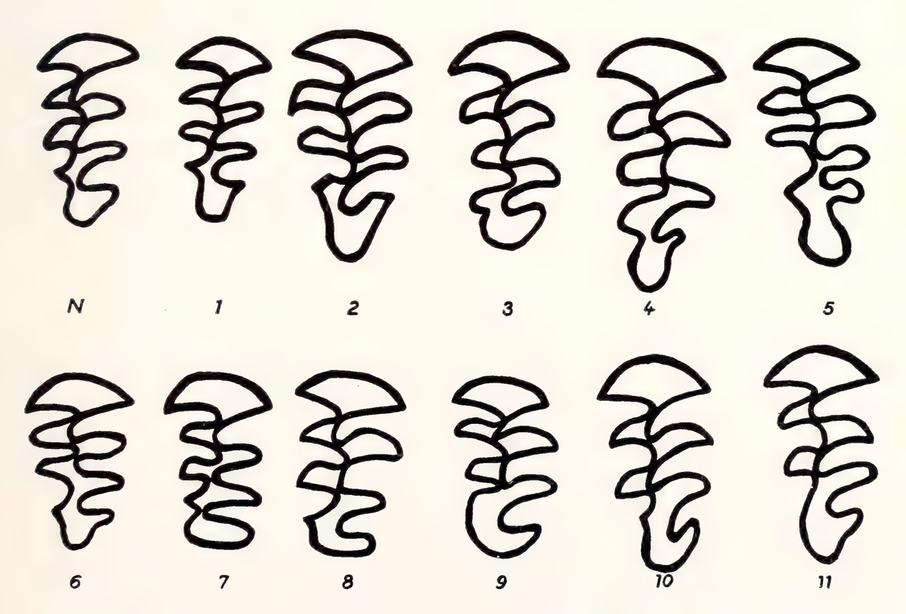


Abb. 2. Variabilität des ersten Molaren (M^3) im rechten Oberkiefer von *M. oeconomus*

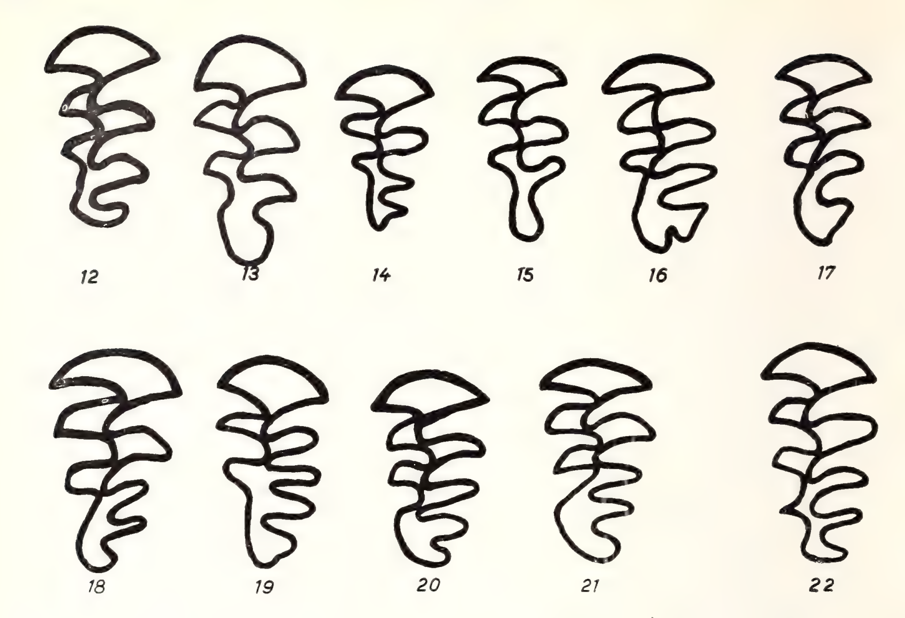


Abb. 3. Variabilität des dritten Molaren (M^3) im rechten Oberkiefer von *M. oeconomus* (Forts. von Abb. 2)

und 22) an 18 Schädeln des Untersuchungsgebietes und an vier aus der Umgebung von Fürstenwalde zählen. Besonders in Branitz (Kreis Cottbus) und südlich des Niederen Flämings ist dieses Merkmal nicht selten (Tab. 2). Neben der Normalform des M^3 (N, Abb. 2) fand ich am nächsthäufigsten die Variante 11 (Abb. 2). Bei den Tieren aus Fürstenwalde, Eulo und Klein-Kölzig war das Muster 11 genauso häufig wie die Normalform (N) und in Niemegk und Paplitz sogar öfter vertreten als diese. Die Variante 17 (Abb. 3) ist bei den Knippelsdorfer Wühlmäusen nach der Normalform die häufigste.

Bei einem subadulten Tier aus dem Gebiet südlich des Niederen Flämings (Ihlow) wurde die Variante 15 (Abb. 3) entdeckt, die Simplex-Form von *Microtus arvalis* (Stein 1958).

Sonst fehlen bei den untersuchten Nordischen Wühlmäusen an der südlichen Verbreitungsgrenze M^3-Formen mit nur drei Außenschlingen (Tab. 2).

Variabilität des Schmelzschlingenmusters am M^2

Ruprecht (1967) fand bei der Durchsicht von 610 Schädeln der Nordischen Wühlmaus (fünf verschiedene Populationen) aus Zentral- und Ostpolen einen Oberkiefer mit der Variante 4 (Abb. 4), zwei mit der Variante 1 meiner Darstellung.

Eine geographische Regelmäßigkeit des Vorkommens dieser Zahnmuster-Anomalie entdeckte er nicht, nur daß dieser Typ der M^2-Struktur in den verschiedenen Populationen mit entsprechender Häufigkeit vorkommt. Alle vier Varianten betragen nach Ruprechts Untersuchungen zusammen 3,1 Prozent.

Auch mir lag unter 95 Schädeln aus Fürstenwalde/Spree ein rechtsseitiger M^2 mit der Variante 4 (Tab. 3/Abb. 4) vor. Bei 179 Schädeln aus dem südlichen Randgebiet der Verbreitung in der DDR wurde in 21 Fällen die Variante 1 (Abb. 4) und bei einem Schädel aus Klein-Jamno die Variante 3 (Tab. 3) festgestellt.

Tabelle 2

Variabilität des dritten Molaren (M³) im rechten Oberkiefer von *Microtus oeconomus*

(Fürstenwalde/Spree und Untersuchungsgebiet)

Fundorte	Anzahl der untersuchten Oberkiefer	Häufigkeit der Varianten																							Sonderform in Fürstenwalde
		N	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	
Fürstenwalde/Spree	95	32						1		5		9	32	4		1		1	3					2	2
Eulo	9	4											3	2											
Klein-Jamno	13	6							1				3	2						1					
Simmersdorf	1	1																							
Klein-Kölzig	40	16		1								7	14						1	1					
Neuendorf	2	1											1												
Branitz	46	14		1			1	1			1	1	8			5		1	1		3	1	1	7	
Gallinchen	1	1																							
Groß-Mehßow	5	2									1		1						1						
Wierigsdorf	1												1												
Bornsdorf	2				1					1															
Südlich des Niederen Flämings	24	9	1	2		1		1				3		1	1		1							4	
Knippelsdorf	87	28	4					7	3			6	11	4	6	1			18						
Glashütte	2				1								1												
Schöneweide	1	1																							
Luckenwalde	8	5	1			1							1												
Niemegk	12	2						2			1	1	6												
Ziesar	34	25	1				1	1	2	4															
Paplitz	12	1								1		4	4		2										

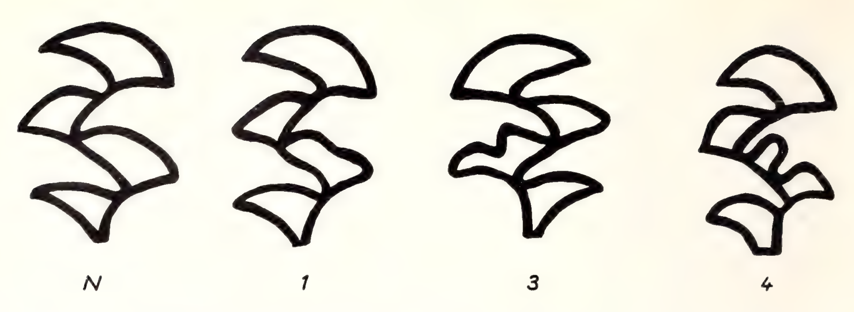


Abb. 4. Variabilität des zweiten Molaren (M^2) im Oberkiefer von *M. oeconomus*

Variabilität des Schmelzschlingenmusters am M_3

Der Unterkiefer M_3 spielt bei der Bestimmung von Wühlmaus-Schädeln kaum eine Rolle, weil er zwischen den Arten so gut wie keine Unterschiede zeigt. Nach GUTHRIE (1965) variiert er in seiner Form nur zwischen den Gattungen. Eine geringe Veränderlichkeit der drei typischen Doppelprismen am M_3 (N = Normalform/Abb. 5) geben bereits RÖRIG und BÖRNER (1905) an. Variante 3 / Abb. 5 ist typisch für *Microtus cabrerae*, einige amerikanische *Microti* und die *Lemmi* (Abb. z. B. NIETHAMMER et al. 1964). Neben den häufigeren Formen (N, 1, 2) kommt diese Variante 3 bei zwei Schädeln aus Fürstenwalde/Spree, Eulo, Groß-Mehßow, Knippelsdorf und bei drei aus Klein-Jamno vor.

Beginnende Einschnürungen am zweiten Doppelprisma zeigen die Formen 2, 5, 6, 7 und 8 (Abb. 5). Während die Varianten 2, 7 und 8 im östlichen Teil des Untersuchungsgebietes gefunden wurden, tritt die Variante 6 vereinzelt im westlichen Teil auf (Tab. 4).

Diskussion

Die Populationen der Nordischen Wühlmaus an der südlichen Verbreitungsgrenze in der DDR weisen mitunter stark von der Normalform abweichende Molaren-Schmelzschlingenmuster auf. In verschiedenen Lokalitäten dieses südlichen Arealrandes sind einzelne Varianten des Schmelzschlingenmusters häufiger als die Normalform.

Der erste untere Backenzahn kann sogar fünf statt vier geschlossene Schmelzdrei-

Tabelle 3

Variabilität des zweiten Molaren (M^2) im Oberkiefer von *Microtus oeconomus*

(Fürstenwalde/Spree und Untersuchungsgebiet)

Fundorte	Anzahl der untersuchten Oberkiefer	Häufigkeit der Varianten			
		N	1	3	4
Fürstenwalde/Spree	95	94			1
Eulo	9	8	1		
Klein-Jamno	14	12	1	1	
Simmersdorf	1		1		
Klein-Kölzig	40	39	1		
Bornsdorf	2	1	1		
Südlich des Niederen Flämings	26	25	1		
Knippelsdorf	87	72	15		

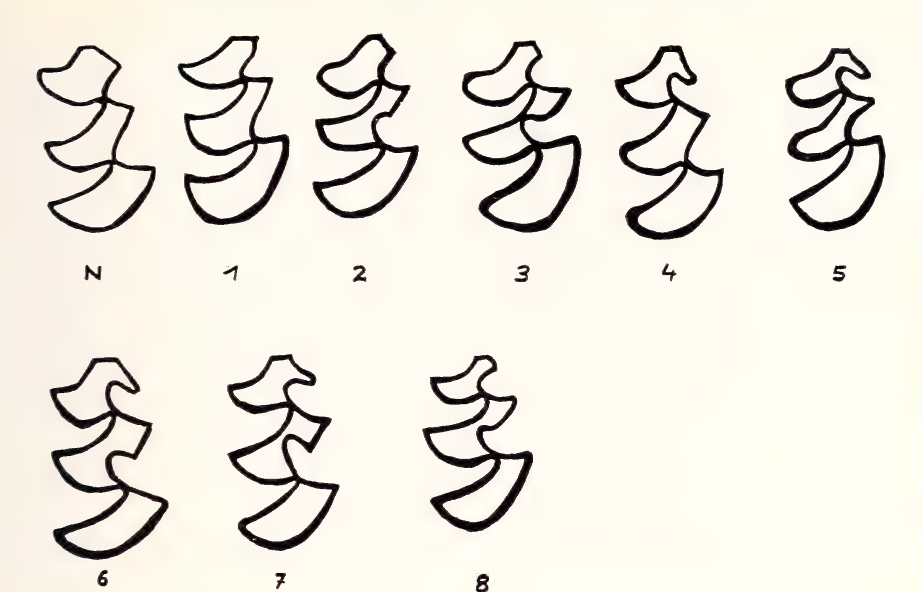


Abb. 5. Variabilität des dritten Molaren (M_3) im rechten Unterkiefer von *M. oeconomus*

ecke besitzen oder dem M_1 von *Microtus nivalis* ähneln. Am M^3 sind fünf Schlingen an der Innenseite keine Seltenheit. Ein subadultes Tier aus Ihlow (südlich des Niederen Flämings) zeigt die Simplex-Form von *Microtus arvalis.*

Tabelle 4

Variabilität des dritten Molaren (M_3) im rechten Unterkiefer von *Microtus oeconomus*

(Fürstenwalde/Spree und Untersuchungsgebiet)

Fundorte	Anzahl der untersuchten Unterkiefer	Häufigkeit der Varianten								
		N	1	2	3	4	5	6	7	8
Fürstenwalde (Spree)	93	77	10	3	2				1	
Eulo	9	5	2		2					
Klein-Jamno	12	6	2		3					
Simmersdorf	1	1								
Klein-Kölzig	39	12	9	6		1	3		4	4
Neuendorf	2		2							
Branitz	45	32	9	2			1	1		
Gallinchen	1	1								
Groß-Mehßow	5	1		2	2					
Wierigsdorf	1	1								
Bornsdorf	2		1	1						
Südlich des Niederen Flämings	26	20	4	2						
Knippelsdorf	76	38	26	6	2	1			1	2
Glashütte	2	1	1							
Schöneweide	1		1							
Luckenwalde	8	2	5					1		
Niemegk	12	7	3			1		1		
Ziesar	34	29	3				1	1		
Paplitz	12	10		1				1		

Auch enorme Abweichungen vom normalen Kauflächenbild des M^2 wurden entdeckt. Selbst der nicht arttypische M_3-Unterkiefer zeigt Abwandlungen, die bisher nicht bekannt waren. Eine gewisse geographische Regelmäßigkeit konnte bei einzelnen Merkmalen am M_3 festgestellt werden.

Ob die Besonderheiten der Verteilung der Molarenmuster sich als rein zufällig erweisen oder als Ausdruck des peripheren Bereichs des Areals abzeichnen, bleibt weiteren Untersuchungen vorbehalten, da beim Umfang dieser Materialsammlung die Frage noch nicht eindeutig beantwortet werden kann. Die Abweichungen des Kauflächenbildes bei dem stenöken *Microtus oeconomus* in den südlichen Randpopulationen der DDR geben auch Hinweise darauf, daß eine räumliche Isolation über längere Zeit bestehen könnte und dadurch der Genfluß eingeengt ist. Darauf deuten ebenso die beachtlichen Abweichungen vom normalen Kauflächenbild bei den Populationen von Fürstenwalde/Spree, die nicht als zum Arealrand gehörig anzusehen sind.

Zusammenfassung

Die in den Jahren 1967 bis 1968 und 1970 bis 1972 an der südlichen Arealgrenze der Nordischen Wühlmaus der DDR gefangenen *Microtus oeconomus* weisen mitunter stark abweichende Kauflächenbilder der Molaren auf.

Summary

On the variability of the molar enamel pattern of the northern vole, Microtus oeconomus (Pallas, 1776)

The caught *Microtus oeconomus* near the southern areal frontier of northern vole of DDR in the years 1967 to 1968 and 1970 to 1972 showed in part a great departure of their enamal pattern of molars.

Literatur

BAUER, K. (1953): Zur Kenntnis von *Microtus oeconomus méhelyi* Ehik. Zool. Jb. (Syst.) **28**, 70—94.

BOHLKEN, H.; REICHSTEIN, H. (1971): *Mammalia,* Säugetiere. In: BROHMER, P.: Fauna von Deutschland. 11. Aufl.

EHIK, J. (1953): Ergänzende Angaben zur Kenntnis der Nordischen Wühlmaus, *Microtus ratticeps méhelyi* Ehik, 1928, in Ungarn. Säugetierkdl. Mitt. **1**, 28—29.

GAFFREY, G. (1961): Merkmale der wildlebenden Säugetiere Mitteleuropas. Leipzig.

GUTHRIE, R. D. (1965): Variability in characters undergoing rapid evolution, an analysis of *Microtus molars.* Evolution **19**, 214—233.

HEPTNER, W. G.; MOROSOWA-TUROWA, L. G.; ZALKIN, W. J. (1965): Die Säugetiere in der Schutzwaldzone. Berlin.

HERRE, W. (1962): Zur Problematik des Verhältnisses innerartlicher Ausformungen zu zwischenartlichen Umbildungen. Zool. Anz. **169**, 68—77.

JORGA, W. (1971): Die südliche Verbreitungsgrenze der Nordischen Wühlmaus, *Microtus oeconomus,* auf dem Gebiet der DDR und Bemerkungen zu deren Grenzpopulationen. Hercynia N. F., Leipzig **8**, 286—306.

KAHMANN, H. (1951): Seltene Säugetiere in Eulengewöllen. Ornith. Mitt. **3**, 121—124.

KRATOCHVIL, J.; ROSICKHY, B. (1955): Die sibirische Wühlmaus *Microtus oeconomus,* ein Eiszeitrelikt in der CSR. Acta Acad. Scie. Ceskoslov. Akademie VED **27**, 33—72.

MÄRZ, R. (1969): Gewöll- und Rupfungskunde. Berlin.

MOHR, E. (1954): Die freilebenden Nagetiere Deutschlands und der Nachbarländer. Jena.

NIETHAMMER, J. u. G., und ABS, M. (1964): Ein Beitrag zur Kenntnis der Cabreramaus. Bonn. Zool. Beitr. **15**, 127—148.

OGNEW, S. I. (1950): Säugetiere der UdSSR und der angrenzenden Länder. Moskau-Leningrad (russ.).

REICHSTEIN, H.; REISE, D. (1965): Zur Variabilität des Molaren-Schmelzschlingenmusters der Erdmaus, *Microtus agrestis* (L.). Z. Säugetierkunde **30**, 36—47.

REICHSTEIN, H. (1966): Abweichendes Molaren-Schmelzschlingenmuster am M_1 bei einer Erdmaus, *Microtus agrestis* (L.). Z. Säugetierkunde **31**, 480—481.

— (1970): Zum Vorkommen der Nordischen Wühlmaus, *Microtus oeconomus* (Pallas, 1776) in historischer Zeit in Schleswig-Holstein (Norddeutschland). Z. Säugetierkunde **35**, 147 bis 159.
RÖRIG, G,; BÖRNER, C. (1905): Studien über das Gebiß mitteleuropäischer recenter Mäuse. Arb. a. d. Biol. Reichsanst. Land- und Forstwirtsch. **5**, 37—89. Berlin.
RÖRIG, G. (1909): Die nordische Wühlratte, *Arvicola ratticeps* Keys. et. Blas., in Deutschland und ihre Verwandtschaft mit den russischen Arvicoliden. Arb. a. d. Kais. Biol. Anst. f. Land- und Forstwirtsch. **7**, 429—472. Berlin.
RUPRECHT, A. L. (1967): Additional triangle on M^2 in *Microtus oeconomus* (Pallas, 1776). Acta Theriologica **12**, 187—189.
SCHAEFER, H. (1935): Studien an mitteleuropäischen Kleinsäugern, mit besonderer Berücksichtigung der Rassenbildung. Arch. Naturgesch. (N. F.) **4**, 533—590.
STEIN, G. H. W. (1958): Die Feldmaus *(Microtus arvalis* Pallas). Die Neue Brehm-Bücherei Nr. 225. Wittenberg, Lutherstadt.
WEBER, A. (1935): Funde der nordischen Wühlmaus *Microtus ratticeps* Keys. und Blas. Z. f. Säugetierk. **10**, 150—152.
VAN WIJNGAARDEN, A.; ZIMMERMANN, K. (1965): Zur Kenntnis von *Microtus oeconomus arenicola* (de Sélys Longchamps, 1841). Z. Säugetierkunde, **30**, 129—136.
ZIMMERMANN, K. (1961): Säugetiere — Mammalia. In: STRESEMANN, E.: Exkursionsfauna von Deutschland. Wirbeltiere. Berlin.
— (1966): Taschenbuch unserer wildlebenden Säugetiere. 2. Aufl. Leipzig, Jena, Berlin.

Anschrift des Verfassers: Dipl.-Biol. WERNER JORGA, DDR — 795 Bad Liebenwerda, Weinbergstraße 15

Bemerkungen zur Systematik der Gattung *Pelomys* (Muridae; Rodentia) in Äthiopien

Von F. DIETERLEN[1]

Eingang des Ms. 30. 10. 1973

1845 beschrieb RÜPPELL einen in den Uferwiesen des Tanasees gefangenen Muriden als *Mus dembeensis.* Unter der Nummer SMF 4322 befindet sich dieser Typus im Senckenbergmuseum in Frankfurt/M. Ohne dieses Stück gesehen und offenbar ohne die in Deutsch abgefaßte Beschreibung — die an sich wenig Wichtiges bringt — gelesen zu haben, beschrieb DE WINTON (1900) ein in Äthiopien bei Kombolsha gefangenes Stück als *Arvicanthis dembeensis* (Nummer BM 0.3.3.14). Er glaubte, sein Stück stimme artmäßig mit dem Frankfurter Typus überein. Durch seine Beschreibung wollte er aufzeigen, daß es kein Vertreter von *Mus,* sondern ein *Arvicanthis* sei. Er verglich es mit *Arvicanthis abyssinicus* und stellte fest, daß das Haarkleid von *dembeensis* weicher und die Bauchseite fast gänzlich weiß sei, ferner, daß es Unterschiede im Schädelbau und besonders in der Molarenstruktur gäbe, die er an Hand einer Zeichnung ausführlich darlegt. DE WINTON wurde nicht klar, daß die beschriebenen Unterschiede über das Artniveau weit hinausgingen und die Stücke verschiedenen Gattungen zuzuordnen wären.

Schon zwei Jahre später ging THOMAS (1902) in der Erstbeschreibung des äthiopischen *Pelomys harringtoni* auf die von DE WINTON publizierte Form ein und meinte,

[1] Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 229—231
© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

sie stünde wohl dieser neuen *Pelomys*-Art viel näher als *Arvicanthis,* unterschiede sich von ihr aber durch die gestreifte Bauchseite und die schmäleren Molaren. Daher nannte THOMAS die von RÜPPELL beschriebene Form *Pelomys dembeensis.* So wurde das Stück von Kombolsha wieder bei *Pelomys* eingereiht und läuft in der Sammlung des Britischen Museums als einziges Stück unter *P. dembeensis,* die anderen äthiopischen Stücke unter *P. harringtoni.* Tatsächlich gehören alle einer Art an.

MISONNE (1968) führt drei Arten als äthiopische Vertreter der Gattung *Pelomys* (Untergattung *Desmomys*) an: *dembeensis, harringtoni* und *rex.* Die Stellung von *rex* ist völlig unsicher, da nur das Typusexemplar in Gestalt eines Balges existiert, der Schädel fehlt.

Als ich bei meinen Arbeiten zur Revision der Gattungen *Pelomys* und *Mylomys* auf den Typus von *P. dembeensis* stieß, hatte ich fast das ganze äthiopische Material der amerikanischen und europäischen Sammlungen schon bearbeitet. Vom Frankfurter Stück stand nur das vor über hundert Jahren aufgestellte und ziemlich mitgenommene Stopfpräparat zur Verfügung, ferner eine Zeichnung der rechten oberen Molarenreihe und des M 1 aus dem Unterkiefer, samt einigen Maßen. Die Zeichnung war erst kurz zuvor angefertigt worden, nachdem Herr Dr. KOCK im Kopf des Stopfpräparates Schädelbruchstücke gefunden hatte. In RÜPPELLS Originalbeschreibung war der Schädel nicht einmal erwähnt worden.

Dieses geringe Material genügt jedoch völlig, um folgendes auszusagen: Das Frankfurter Stück ist ein *Arvicanthis,* es fehlen ihm alle typischen Merkmale von *Pelomys (Desmomys).* So ist die Bauchseite von RÜPPELLS Exemplar wie bei *Arvicanthis* schmutzig graubraun und nicht wie bei *P. harringtoni* cremeweiß und mit orangegelbem Brustquerband und Längsstreifen versehen. Obwohl das Höckerrelief der oberen Molaren stark abgetragen ist, zeigt es beim Frankfurter Stück die für *Arvicanthis* typischen Merkmale: t 9 am M 1 relativ groß — bei *P. harringtoni* meist nur als schmaler Grat vorhanden. Am M 2 ist t 3 sehr klein — bei *P. harringtoni* relativ groß, t 9 ist groß wie beim M 1 — bei *P. harringtoni* ebenfalls meist nur als Grat vorhanden. Die Grundform des M 3 ist bei *Arvicanthis* grob als quadratisch, bei *P. harringtoni* als länglich zu bezeichnen, was seinen Grund in den Unterschieden der Höckerzahl, -form und -anordnung hat: t 3 fehlt bei *Arvicanthis* — bei *P. harringtoni* ist er fast stets vorhanden; der Komplex der verschmolzenen t 4 und t 5 steht bei *Arvicanthis* schräg, bei *P. harringtoni* dagegen längs, d. h. im longitudinalen Verlauf der inneren Höckerreihe der Molaren. Der verschmolzene Endkomplex (t 8 + t 9) ist bei *Arvicanthis* etwa quadratisch und groß, bei *P. harringtoni* steht er schräg und ist kleiner.

All die genannten Unterschiede sind eindeutig und mit wenigen Blicken zu erfassen.

Die Länge der oberen Molarenreihe des Frankfurter Stückes liegt mit 6,7 mm noch im Maximalbereich von *P. harringtoni,* die Breite des M 1 mit 2,33 mm aber schon außerhalb.

Über die Stellung von *Pelomys harringtoni* innerhalb der Gattung und über das gesamte untersuchte Material, wird im Rahmen der genannten Revision berichtet werden.

Den Herren Dr. FELTEN und Dr. KOCK vom Senckenbergmuseum in Frankfurt danke ich für ihre freundliche Hilfe.

Zusammenfassung

Da der von RÜPPELL beschriebene und später zu *Pelomys* gestellte *Mus dembeensis* in die Gattung *Arvicanthis* gehört und die Zuordnung der Form *rex* zur Gattung *Pelomys* sehr problematisch ist, existiert in Äthiopien bis jetzt nur eine sichere Art von *Pelomys: Pelomys (Desmomys) harringtoni,* Thomas 1902.

Summary

Notes on the systematics of the genus Pelomys (Muridae; Rodentia) in Ethiopia

RÜPPELL's *Mus dembeensis* is not a form of *Pelomys* but belongs to *Arvicanthis.* Moreover, the position of *P. rex* is very doubtful. Consequently there is actually only one certain species of *Pelomys in Ethiopia: Pelomys* (Desmomys) *harringtoni* Thomas 1902.

Literatur

MISONNE, X. (1968): Rodentia: main text. In: MEESTER, J. (ed.) Smithsonian institution preliminary identification manual for african mammals **19**, 1—55.

RÜPPELL, E. (1845): Säugethiere aus der Ordnung der Nager, beobachtet im nordöstlichen Africa. Abh. Geb. beschr. Naturgesch. **3**, 90—116.

THOMAS, O. (1902): On a collection of Mammals from Abyssinia, including some from Lake Tsana, collected by Mr. EDWARD DEGEN. Proc. Zool. Soc. London 1902, **2**, 308—316.

WINTON, W. E. DE (1900): On the Mammals obtained in Southern Abyssinia by Lord Lovat during an expedition from Berbera to the Blue Nile. Proc. Zool. Soc. London 1900, 79—84.

Anschrift des Verfassers: Dr. F. DIETERLEN, Mammalog. Sektion, Staatl. Naturkundemuseum, D-7 Stuttgart 1, Schloß Rosenstein

Jugendentwicklung und Temperaturregulation beim Chinchilla (*Chinchilla laniger* Molina, 1782)[1]

Von E. KULZER

Aus dem Zoophysiologischen Institut der Universität Tübingen
Arbeitsgruppe: Physiologische Ökologie

Eingang des Ms. 25. 10. 1973

Einleitung

Die caviomorphen Nagetiere Südamerikas sind durch besonders lange Tragzeiten und durch weit entwickelte Neugeborene gekennzeichnet (WALKER 1964). Die meisten kommen bereits mit einem dichten Haarkleid zur Welt; ihre Bewegungen sind schon in hohem Maße koordiniert. Nur beim Meerschweinchen liegen bisher ausführliche Untersuchungen über die Temperaturkontrolle und die Art der Thermogenese bei den Neugeborenen vor (BRÜCK, WÜNNENBERG 1965). In der vorliegenden Arbeit soll über Versuche an neugeborenen und jungen Chinchillas berichtet werden. Zunächst wurde die Höhe der Körpertemperatur nach der Geburt und im Verlaufe der postnatalen Entwicklung ermittelt. Durch Kälte- und Hitzebelastung wurde sodann die Fähigkeit zur Temperaturregulation geprüft und schließlich die tägliche Variation der Körpertemperatur bestimmt.

[1] Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 231—243
© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Material und Methode

Von einem Zuchtpaar der Art *Chinchilla laniger,* das aus einer kommerziellen Zucht stammte, wurden bereits nach einem Jahr zwei Junge geboren. Das ♀ aus diesem Wurf brachte im folgenden Jahr fast gleichzeitig mit dem älteren Muttertier zwei Junge zur Welt. Mit diesen vier Jungen wurden alle folgenden Untersuchungen ausgeführt. Alle Chinchillas wurden unter Laborbedingungen in Käfigen (68×40×51 cm) gehalten; als Unterschlupf dienten Kobel aus massivem Holz. Als Nahrung erhielten die Tiere gemischtes Körnerfutter, Heu, Früchte, in den Sommermonaten verschiedene Gräser und Kräuter; Trinkwasser stand stets zur Verfügung. Die Haltung erfolgte unter Normaltagbedingungen und bei Zimmertemperatur. Die rasch ansteigenden Gewichtskurven der Jungen zeigten eine normale körperliche Entwicklung. Alle Jungen waren handzahm.

Die Kälteexposition erfolgte in einer Temperaturkammer oder in einem Temperaturprüfschrank (Vötsch). Die Jungen wurden dazu in Vollglasbecken gesetzt, um sie der Windwirkung des Ventilators zu entziehen. Eine genaue Beobachtung war stets möglich. Die Messungen der Körpertemperatur erfolgten mit einem elektronischen Thermometer der Fa. Ultrakust (Genauigkeit ± 0,1° C). Der Temperaturfühler wurde 21 mm ins Rectum eingeführt. Bei den noch sehr kleinen Jungen wählte ich als Bezugspunkt für die Körpertemperatur den Nacken (Vertiefung zwischen den Schultern). Die Nackentemperaturen unterschieden sich bei den kleinen Jungen nur unwesentlich von der Rectaltemperatur; die Messung konnte jedoch sehr rasch durchgeführt werden. Auf die Fixierung eines Temperaturfühlers am Körper reagierten die jungen Chinchillas stets mit unnatürlichem Verhalten. Auf kontinuierliche Aufzeichnung der Temperatur wurde deshalb verzichtet. Alle Hitzebelastungsversuche erfolgten in dem Temperaturprüfschrank (Vötsch). Die Luftfeuchtigkeit wurde gleichzeitig kontrolliert. Auch bei diesen Versuchen waren die Tiere in Vollglas- oder Plastikbecken untergebracht und standen unter fortlaufender Beobachtung. Die Registrierung der Elektrokardiogramme erfolgte mit dem Siemens-Cardiostat-Super an unverletzten Versuchstieren (Ableitung I). Auf Einzelheiten wird an entsprechender Stelle eingegangen.

Jugendentwicklung und Körpertemperatur

Die Gewichte der vier jungen Chinchillas lagen am ersten bzw. am zweiten Lebenstag zwischen 37,4–43,8 g. Sie betrugen bis zu 10,6 % des durchschnittlichen Gewichtes der Muttertiere. Die Neugeborenen waren am ganzen Körper dicht behaart und hatten offene Augen (Abb. 1). Schon wenige Stunden nach der Geburt entwickelten sie eine erstaunliche Aktivität; ihre Bewegungen waren vollständig koordiniert; sie versuchten bereits zu beißen und äußerten Protestlaute. Dies weist auf einen hohen Reifegrad der Neugeborenen hin. Vergleicht man sie mit anderen Säugetierjungen, so sind es ausgesprochene „Nestflüchter".

Schon am zweiten Lebenstag ist das Fell nicht mehr struppig, sondern seidenweich; es bietet dem Körperkern bereits eine gute Wärmeisolation. Während der Ruhezeit suchen die Jungen dennoch unter den Muttertieren Schutz und sind dann vollständig unter derem dichten Haarkleid geborgen (Abb. 2). Während der Ruhepause wird das Problem der Temperaturregulation durch das Muttertier gelöst, das wie ein „lebendes Nest" über den Jungen liegt. Auch zur Geburt der Jungen wurde kein Nestmaterial eingetragen.



Abb. 1. Chinchilla-Junges am ersten Lebenstag

Das Wachstum der 4 Jungen ist in Abb. 3 dargestellt. Etwa drei Monate lang verlaufen die Kurven steil und zeigen ein rasches Wachstum an. Bei zwei Jungen betrug die Wachstumsrate vom 3. bis zum 11. Tag 1,5 g/Tag und vom 29. bis 39. Tag sogar 3,2 g/Tag. Zwei der



Abb. 2. Ruhende Muttertiere mit ihren Jungen — *Links:* wenige Tage nach der Geburt — *Rechts:* nach 4 Wochen. Nur noch der Schwanz des Jungen ragt unter dem Muttertier hervor.

Neugeborenen zeigten am 2. Lebenstag einen geringen Gewichtsverlust, der jedoch schon am 3. Tag wieder ausgeglichen wurde.

Die Körpertemperaturen wurden täglich zu verschiedenen Zeiten (zwischen 6.00 und 22.00 Uhr) rectal oder im Nacken gemessen. Dies geschah sofort nach der Entnahme aus dem Schlafkasten oder dem Beobachtungskäfig. In Abb. 4 sind die Einzelwerte dem Alter und der Wachstumskurve entsprechend aufgetragen (Umgebungstemperaturen 20–27° C). Danach entspricht die Körpertemperatur der Neugeborenen bereits dem Niveau der erwachsenen Chinchillas. Im Verlaufe der Jugendentwicklung bleibt sie nahezu unverändert. Die niedrigsten Werte wurden noch vor dem 20. Lebenstag gemessen. Der Mittelwert von 139 Einzelmessungen, die Standardabweichung und die Extreme betragen: 36,66 ± 0,56 (34,8–37,8)° C.

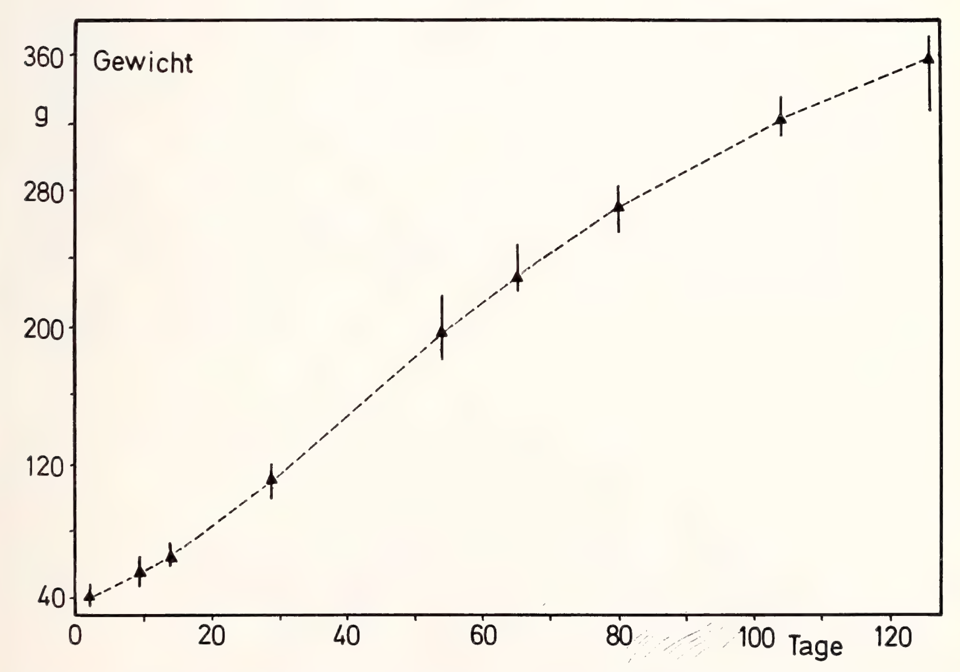


Abb. 3. Die Gewichtszunahme der vier Jungen (3 ♂♂, 1 ♀) im Verlaufe von vier Monaten (Mittelwerte; senkrechte Linien Extremwerte)

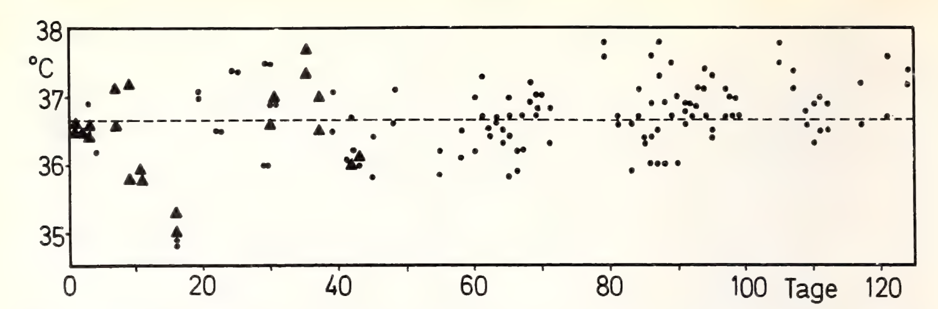


Abb. 4. Die Körpertemperaturen im Verlaufe von vier Monaten nach der Geburt (▲ = Nakkentemperatur; ● = Rectaltemperatur)

Kältebelastungsversuche

In einer ersten Versuchsserie wurde die Umgebungstemperatur von 22° auf 10—13° C jeweils 60 Minuten lang erniedrigt. Die Abkühlung wirkte wie ein Temperatursturz, da die Jungen (1.—117. Tag) aus dem Labor in die vorbereitete Temperaturkammer gebracht wurden. Sie reagierten dabei stets mit starker Erregung und hoher lokomotorischer Aktivität. Erst nach ca. 30 Minuten verharrten sie unter den Kältebedingungen in einer typischen Ruhestellung. Mit aufgeplustertem Fell glich ihr Körper einer Kugel (Abb. 5). In dieser Stellung ist ihre Wärmeabgabe auf ein Minimum gedrosselt. Die Körpertemperaturen wurden vor, während und am Ende der Versuche gemessen. Die am Versuchsende herrschenden Temperaturen sind in Beziehung zum Alter in Abb. 6 dargestellt (15 Versuche bis zum 52. Lebenstag). Daraus geht hervor, daß die Körpertemperatur auch in den beiden ersten Wochen nach der Geburt nur um wenige Grade unter den Mittelwert absinkt. Bei einem 11 Tage alten Jungen bebetrug die Rectaltemperatur nach der Kälteeinwirkung nur noch 30° C; das Tier war schläfrig, wurde jedoch sofort nach der Entnahme aus dem Versuchskäfig aktiv, so daß auch in diesem Fall keine erhebliche Unterkühlung vorlag. Von der dritten Lebenswoche an blieben die Körpertemperaturen stabil und lagen in der Regel noch *über* dem Mittelwert, meist auch noch über den zu Versuchsbeginn gemessenen Werten. Diese Unterschiede sind in Abb. 7 (Null-Linie = Anfangstemperatur) bis zu einem Alter von 117 Tagen dargestellt. Sie sind besonders deutlich bis zur dritten Lebenswoche; die größte Differenz beträgt 4,3°. In der Regel ist sie jedoch bedeutend geringer. Auch in den ersten Tagen sinkt die Temperatur am Versuchsende nur um wenige Grade. Nach der 3. Woche geht die noch etwas *labile* Entwicklungsphase in

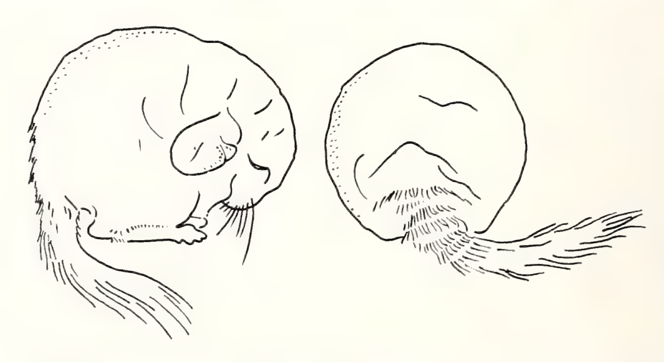


Abb. 5. Körperhaltung der jungen Chinchillas bei anhaltender Kälte

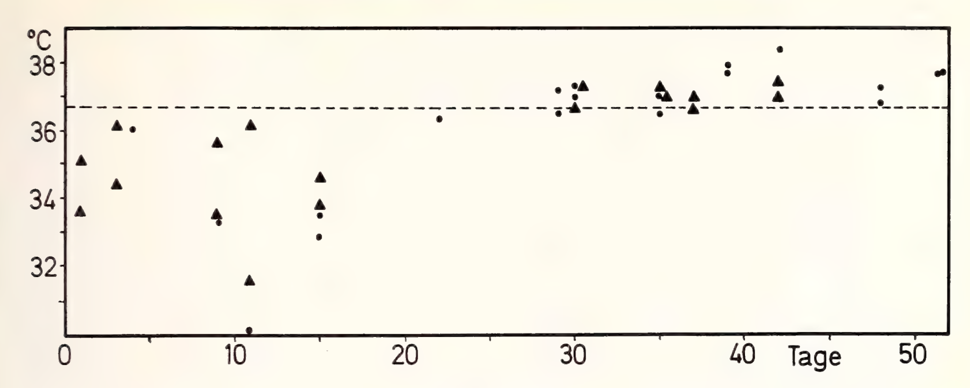


Abb. 6. Körpertemperaturen (▲ = Nacken; ● rectal) nach 60 Min. Kältebelastung bis zum Alter von 52 Tagen. Gestrichelte Linie = Mittelwert aller Messungen (36,66° C) bei Zimmertemperatur

eine besonders *stabile* Phase über, in der die Körpertemperaturen nach der Kältebelastung *über* der Ausgangstemperatur liegen.

Mehrfach wurde vor und nach der Kälteeinwirkung auch die Herzfrequenz registriert. Bei den Neugeborenen schwankte sie zu Beginn zwischen 260—310 Schläge/Min. (Körpertemperatur 35,4 und 36,2° C). Nach der Kälteeinwirkung betrug sie 230—260 Schläge/Min. (Körpertemperatur 33,6 und 35,1° C). Mit zunehmendem Alter schwankten die Werte vor und nach den Versuchen ganz erheblich, so daß die Kälteeinwirkung zu keiner eindeutigen Reaktion führte. Vom 4. bis zum 117. Tag betrug die Herzfrequenz bei Zimmertemperatur 230—340 Schläge/Min. Nach der Kälteeinwirkung blieb sie entweder unverändert oder sank deutlich ab. Am 117. Tag reagierte ein Junges nach 5 Stunden Kälteeinwirkung (7—9° C) mit einer deutlichen Frequenzerhöhung von 250—280 auf 300 Schläge/Min.

In einer zweiten Versuchsserie wurden die jungen Chinchillas nach der 3. Lebenswoche einer Umgebungstemperatur von 0° C ausgesetzt (Dauer 60 bis 120 Min.). Auch hier wirkte die tiefe Umgebungstemperatur schockartig. Durch die Frontscheibe des Temperaturschrankes konnte das Verhalten der Tiere genau registriert werden. Alle Jungen reagierten wiederum mit erhöhter lokomotorischer Aktivität; sie versuchten durch senkrechte Sprünge aus den Behältern zu entkommen. Anschließend gingen sie jedoch alle in die typische Ruhestellung unter Kältebedingungen über und

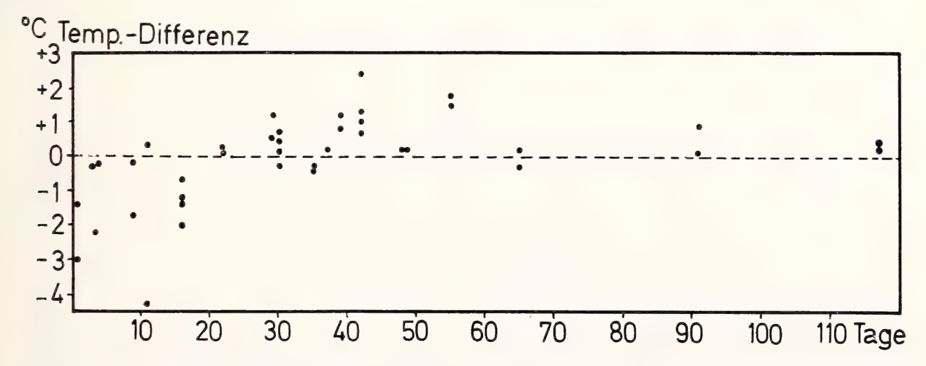


Abb. 7. Die Differenzen der Körpertemperatur zwischen Anfang und Ende der 60 Min. dauernden Kältebelastung bis zum Alter von 117 Tagen (Null-Linie = Anfangstemperatur; + = Anstieg, — = Rückgang der Körpertemperatur am Ende der Kälteperiode)

verhielten sich bis zum Versuchsende völlig regungslos. Fünf Versuche mit jeweils zwei Jungen im Alter von 42 bis 71 Tagen sind in Tabelle 1 zusammengefaßt.

Nach der starken Kältebelastung bleibt die Rectaltemperatur nicht nur auf dem

Tabelle 1

Kältebelastung mit 0° C

Alter Tage	Rectaltemperatur vor Kälteexposition °C	Rectaltemperatur nach Kälteexposition °C	Differenz °C	Dauer der Belastung Min.
42	36,1	36,5	0,4	60
	36,2	36,7	0,5	60
45	36,4	36,5	0,1	60
	35,8	36,6	0,8	60
58	36,1	36,8	0,7	110
	36,5	37,1	0,6	110
69	36,7	37,9	1,2	60
	37,0	38,0	1,0	60
71	36,3	37,6	1,3	120
	36,8	37,6	0,8	120

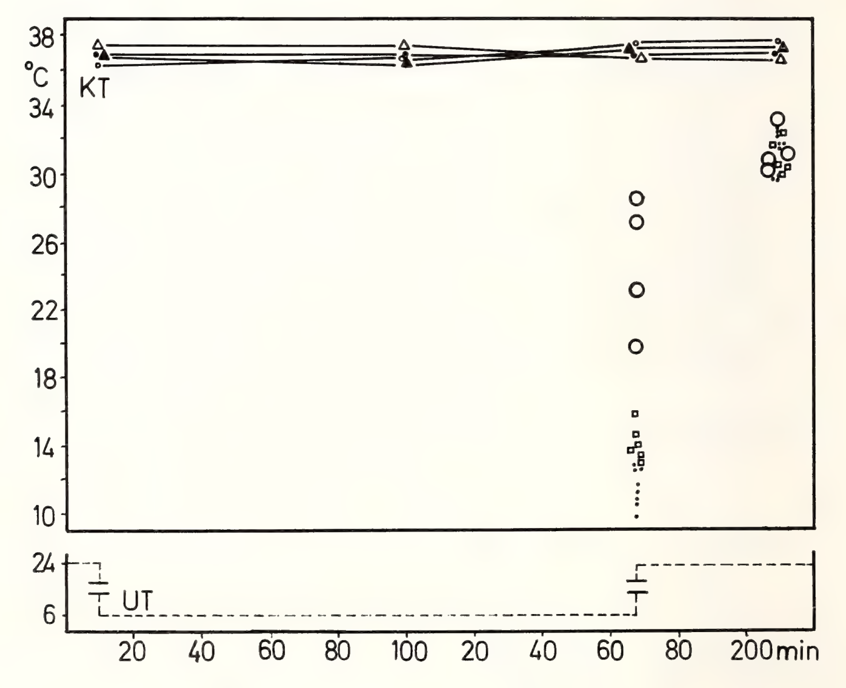


Abb. 8. Rectal- und Oberflächentemperaturen von 2 jungen und 2 adulten Chinchillas nach Kältebelastung und anschließender Wiedererwärmung. Rectaltemperaturen: △ = ♀ adult, ▲ = ♀ adult, ● = ♂ juvenil, o = ♂ juvenil; Oberflächentemperaturen von allen Versuchstieren: O = rechte Ohrmuschelbasis, • = Sohlenmitte des rechten und linken Hinterfußes, □ = Sohlenmitte des rechten und linken Vorderfußes. Gestrichelte Linie = Verlauf der Umgebungstemperatur (UT); KT = Körpertemperaturen

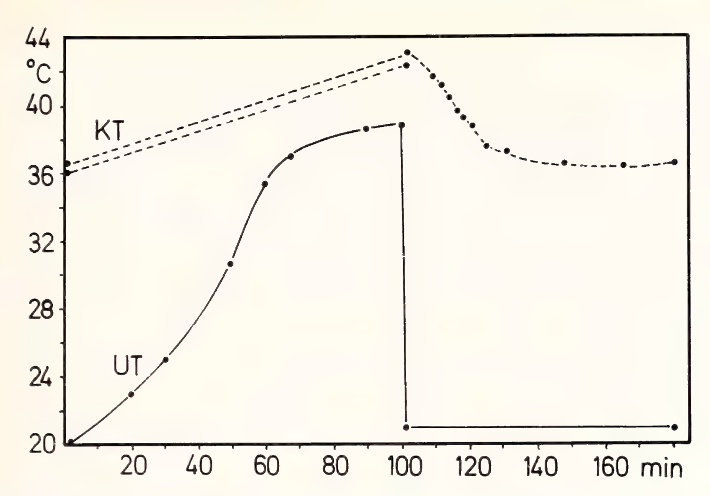


Abb. 9. Anstieg der Rectaltemperatur von zwei Jungen bei Hitzebelastung (gestrichelt); anschließend Abkühlung des *hyperthermen* Tieres bei Zimmertemperatur (UT = Umgebungstemperatur)

ursprünglichen Niveau, sondern wird sogar noch leicht erhöht (0,1—1,3° C). Die Wärmeproduktion und die thermische Isolation reichen in diesem Alter aus, um auch bei tiefen Umgebungstemperaturen die Temperatur des Körperkernes konstant zu erhalten. Bei den Versuchen fiel jedoch auf, daß die Extremitäten und die großen Ohrmuscheln beträchtlich abgekühlt waren. In zwei Versuchen wurde deshalb geprüft, bis zu welchem Grad diese periphere Abkühlung erfolgt. In Abb. 8 ist einer der Versuche dargestellt. Die beiden Jungtiere waren 98 und 124 Tage alt. Beide hatten mit den Muttertieren (in getrennten Behältern) 158 Min. eine Kältebelastung von 6° C zu ertragen. Anschließend wurden sie 42 Min. bei 24° C wieder aufgewärmt. Neben der Rectaltemperatur wurden auch die Oberflächentemperaturen der rechten und linken Fußflächen sowie der Ohrmuschelbasis gemessen. Die Sohlenflächen sind stark verhornt und nackt; die Ohrmuschel ist nur wenig behaart. Beide haben im Vergleich zum Körperkern nur eine geringe thermische Isolation.

Die Rectaltemperaturen der Jungen und der adulten Tiere blieben nach der mehr als zweistündigen Kälteeinwirkung konstant. Die Oberflächentemperaturen an den Extremitäten sanken bis in die Nähe der Umgebungstemperatur ab; auch die Temperatur der fast nackten Ohrmuschel war erheblich erniedrigt. Die Verengung der Blutgefäße in der Ohrmuschel war im durchscheinenden Licht gut zu erkennen. Nach der kurzen Aufwärmungsperiode (24° C) stiegen die Oberflächentemperaturen wieder auf die Normalwerte an.

Eine Untersuchung des Haarkleides der Jungen und der Muttertiere ergab nun keine wesentlichen Unterschiede mehr. Im Alter von 3 Monaten waren die Haare am Rücken bereits 30 mm lang. Sie bieten den Jungtieren einen ausgezeichneten Schutz vor Kälte.

Hitzebelastungversuche

Wegen der Gefahr einer Hitzeschädigung der wertvollen Tiere wurden nur drei Belastungsversuche mit hohen Umgebungstemperaturen ausgeführt (Alter der Versuchstiere 86—121 Tage). Der Temperaturanstieg erfolgte langsam. Das Verhalten der Chinchillas konnte wiederum genau beobachtet werden. In jedem Falle hatten die Chinchillas mindestens 30 Minuten Umgebungstemperaturen zu ertragen, die höher

als ihre normale Körpertemperatur waren. Die relative Luftfeuchte schwankte dabei zwischen 30–50 %. In allen Fällen trat *Hyperthermie* ein. Besondere physiologische Regulationsmechanismen liegen nicht vor, wohl aber zeigen die Jungen wieder thermoregulatorisches Verhalten. Im Gegensatz zu der Reaktion auf Kälte legen sie sich nun breit und flach auf den Boden und suchen mit Kinn, Brust und Pfoten Kontakt mit der Unterlage, die sich langsamer als die umgebende Luft erwärmte. Unter den Hitzebedingungen treten auch die Hoden stark hervor. Wie rasch die obere Grenze der Belastung erreicht wird, soll ein Protokollauszug zeigen. In diesem Versuch erreichten 2 Junge (Alter 86 und 112 Tage) bei 39° Umgebungstemperatur die höchten gemessenen Körpertemperaturen. Der Temperaturverlauf ist in Abb. 9 dargestellt.

Protokollauszug:

26. 7. 73, rel. Feuchte 35 %, Umgebungstemperatur 20°, Trinkwasser vorhanden
(KT = Körpertemperatur, UT = Umgebungstemperatur)

15.20 Uhr	Normale Erkundungsaktivität im Käfig.
15.27 Uhr	UT 37°; Junges Nr. 1 (♀) preßt sich mit Kehle und Brust auf die Bodenfläche; Körper liegt flach und breit; Auflagefläche wird wiederholt gewechselt; die Augen sind geschlossen; trinkt wiederholt.
15.20 Uhr	UT = 38,3°; während das Junge Nr. 2 (♂) ruhig am Boden liegt, wird Nr. 1 zunehmend aktiv; seine Atemfrequenz ist erhöht; es versucht durch senkrechtes Springen aus dem Käfig zu entkommen.
16.00 Uhr	UT = 39°; Nr. 1 liegt flach am Boden; Nr. 2 läuft nicht mehr normal, legt sich seitlich und erschlafft völlig; KT (Nr. 2) 43,0°; KT (Nr. 1) 42,3°; das ♀ kann sich nicht mehr bewegen; Atmung verlangsamt, aber regelmäßig (Abb. 10); es folgt langsame Abkühlung bei Zimmertemperatur; erste Reaktion: das erschlaffte Junge leckt von der Pipette Wasser.
16.16 Uhr	KT (Nr. 2) 39,6°; erste Bewegungen; dreht sich langsam aus der Seitenlage.
16.35 Uhr	Nr. 2 läuft, aber nur mit großen Schwierigkeiten; die Hinterbeine tragen nur unsicher; das Junge fällt mit dem Hinterkörper immer wieder um und torkelt.
16.48 Uhr	KT (Nr. 2) 36,6°; läuft immer noch sehr unsicher.
17.04 Uhr	KT (Nr. 2) 36,3°; putzt sich erstmals, fällt aber immer noch um.
17.22 Uhr	KT (Nr. 2) 36,5°; fängt an zu springen; Bewegungskoordinationen erheblich verbessert.
18.00 Uhr	Weitgehend normales Verhalten. Im Gegensatz dazu zeigte das Junge Nr. 1 keinerlei Verhaltensstörungen. Nr. 2 war während der gesamten Hitzebelastung aktiv, was sicherlich den raschen Anstieg der KT verursachte.

In einem weiteren Versuch wurde auch die Herzfrequenz und die Atmung im Verlaufe der Hitzebelastung registriert. Ein Junges, das bereits unter deutlichem Hitzestreß stand und seinen Aufliegeplatz ständig wechselte, atmete mit einer Frequenz



Abb. 10. Vollständige Erschlaffung in Hyperthermie – *Links:* bei 43° C Rectaltemperatur – *Rechts:* allmähliche Wiedererholung nach Abkühlung

von 66/Minute (normale Ruhefrequenz 48–54/Minute). Diese stieg im Verlaufe der Hitzeeinwirkung noch bis auf 75/Minute an, fiel aber schließlich auf 60/Minute zurück. Gleichzeitig erfolgte ein starker Rückgang der Aktivität. Die damit verbundene Reduzierung der Wärmeproduktion kann man als eine Art *Notreaktion* deuten. Dies zeigte auch der Rückgang der Herzfrequenz. Unmittelbar vor der Hitzeeinwirkung betrug sie bei einem ziemlich erregten Jungen 230–250/Minute (Rectaltemperatur 38,0°) Während des Versuches stieg die Körpertemperatur auf 39,5° C; die Herzfrequenz schwankte dabei zwischen 190–230/Minute. Die Depression war auch hier deutlich.

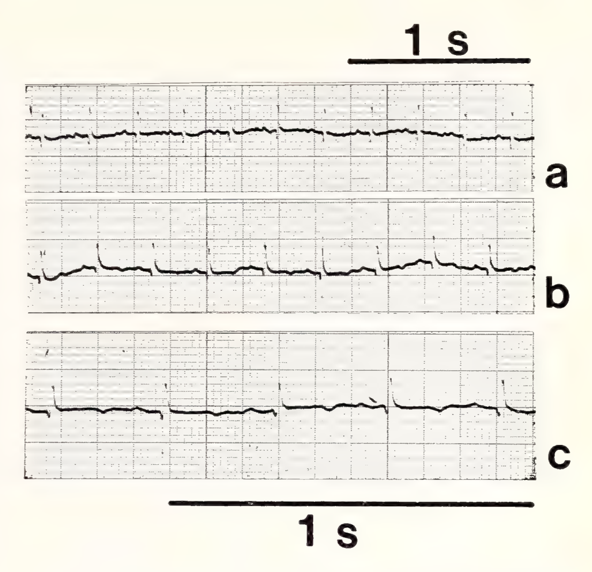


Abb. 11. EKG (Abl. I) vor und nach einer Hitzebelastung; a = Rectaltemperatur 38,0° C; b, c = 39,5° C

In allen drei Versuchen wurde eine starke Gefäßerweiterung in den Ohrmuscheln beobachtet. Abb. 12 zeigt dies im Durch- und Auflicht nach einer Hitzebelastung und nach der anschließenden langsamen Abkühlung des Körpers. Der Durchmesser der Blutgefäße beträgt bei den stark erhitzten Jungen ein mehrfaches des normalen Durchmessers. Solange zwischen Körper und Umgebung noch ein Temperaturgefälle besteht, kann auf diesem Wege Wärme abgegeben werden. Während der Hyperthermie wurden auch die nackten Pfoten sowie die Nasenregion unter dem Binokular beobachtet. In keinem Falle konnte eine Schweißsekretion nachgewiesen werden.

Die Körpertemperatur im Verlaufe des Tages

Schon wenige Tage nach der Geburt entfalten die jungen Chinchillas wie die Elterntiere gegen Abend eine hohe Aktivität. Am hellen Tag bleiben sie dagegen ruhig. Werden sie durch Fütterung oder Geräusche gestört, so unterbrechen sie ihre Ruhe-

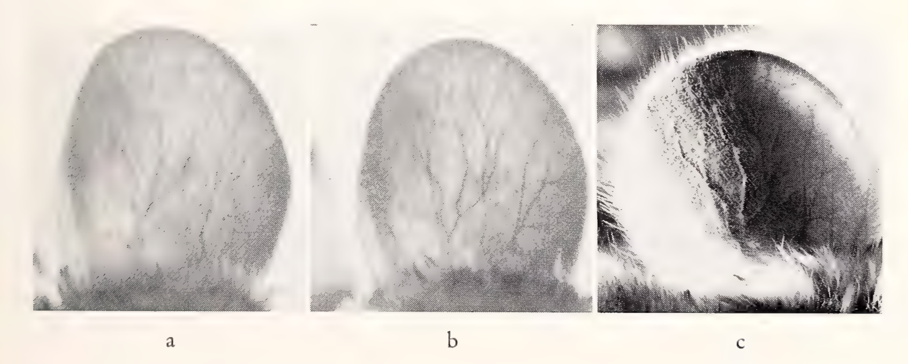


Abb. 12. Durchlicht – (a, b) und Auflicht (c) – Aufnahmen der Ohrmuschel: a = Rectaltemperatur 38,1° C; b, c = 40,1° C (Hyperthermie)

phase für jeweils 20–30 Minuten. Laufen, Springen, Körperpflege und Nahrungsaufnahme sind dann die wichtigsten Verhaltensweisen. Da diese Aktivität stets auch zu einer Erhöhung der Rectaltemperatur führt, habe ich zur Ermittlung des täglichen Temperaturverlaufes Einzelmessungen an ungestörten Tieren zu verschiedenen Tageszeiten durchgeführt. Der Zeitraum der Messungen betrug bei je zwei Jungen 39 Tage (Alter: 60–98 und 86–125 Tage) und bei den Adulten 5 Tage. Die Umgebungstemperatur schwankte in dieser Zeit zwischen 22–24° C. An wenigen Sommertagen erreichte sie in der Mittagszeit 27° C.

Entsprechend der abendlichen Aktivität kommt es bei den Jungen und Erwachsenen schon während der Dämmerung zu einem erheblichen Temperaturanstieg. Die niedrigsten Körpertemperaturen wurden dagegen stets in den Morgenstunden während der ausgeprägten Ruhezeit gemessen. Mittel- und Extremwerte für die einzelnen jungen und adulten Chinchillas sind in Tabelle 2 zusammengefaßt. Die mittlere Körpertemperatur aller 4 Jungen beträgt in diesem Zeitraum 37,1° C, der Mittelwert der Erwachsenen 36,6° C. Die tägliche Variation der Körpertemperatur beträgt bei den 4 Jungen 2,4° und bei den Adulten 2,1° C. Die Unterschiede zwischen den heranwachsenden jungen und erwachsenen Chinchillas sind somit nur sehr gering.

Tabelle 2

Rectaltemperaturen im Tagesablauf

Vers.-Tier Nr.	Altersspanne Tage	mittl. Rectaltemperatur °C	Extreme °C	Differenz °C	n
Ju 1 ♀	86—124	37,4	36,5—39,1	2,6	26
Ju 2 ♂		37,1	36,0—38,4	2,4	26
Ju 3 ♂	60—98	36,9	36,0—38,1	2,1	26
Ju 4 ♂		36,9	35,8—38,4	2,6	26
Adult					
Nr. 1—4 (3 ♀♀ 1 ♂)	—	36,6	35,5—37,7	2,1	36

Diskussion

Durch die Untersuchungen von Ginglinger und Kayser (1929) wurde schon klar, daß sich neugeborene Säugetiere in ihrer homoiothermen Reaktionsweise von den Adulten ganz erheblich unterscheiden können (Zusammenfassung bei Hensel 1955). Neuere Untersuchungen an Neugeborenen aus ganz verschiedenen Säugetierordnungen bestätigen dies (McIntyre et al. 1958; Kulzer 1963; Östbye 1965; Brück, Wünnenberg 1965; Hissa 1968; Weigold 1973). Erhebliche Unterschiede zwischen Neugeborenen und Adulten bestehen vor allem in der Widerstandsfähigkeit gegenüber Auskühlung (Adolph 1951, 1957). So ändert sich die Letaltemperatur im Verlaufe der postnatalen Entwicklung bis zu einem Stadium, das dem der adulten Tiere entspricht. Der Reifegrad der Neugeborenen steht in enger Beziehung zu der homoiothermen Reaktionsweise.

Die caviomorphen Nagetiere Südamerikas (Erethizontoidea, Octodontoidea, Cavioidea, Chinchilloidea) haben nahezu alle vorhandenen Biotope besetzt und führen teilweise eine spezialisierte Lebensweise. Ihre Entwicklung führte seit dem späten Eozän oder dem frühen Oligozän zu einer starken Formentfaltung. Ihre Neugeborenen zeigen trotz verschieden großer Jungenanzahl gemeinsame Merkmale (Walker

1964; NAAKTGEBOREN, SLIJPER 1970): Die Tragzeiten sind besonders lang; dementsprechend zeigen die Jungen schon bei der Geburt einen hohen Reifegrad (offene Augen und vollständige Behaarung) und ein hohes Maß an Bewegungskoordination. Wie die Untersuchungen an Meerschweinchen gezeigt haben, ist die Homoiothermie bereits bei den Neugeborenen ausgeprägt; schon unmittelbar nach der Geburt halten sie ihre hohe Körpertemperatur konstant und sind auch bei Kälteeinwirkung thermostabil. BRÜCK und WÜNNENBERG (1965) zeigten, daß sie bei 8° C eine Stunde lang ihre Körpertemperatur wie die Erwachsenen bei 39° C regulieren, und daß sie schon nach der Geburt über eine erhebliche zitterfreie Thermogenese verfügen.

Neben diesem Vertreter der Cavioidea verdienen die in den Anden Chiles (bis 3000 m) lebenden und heute weitgehend ausgerotteten Chinchillas besonderes Interesse. Trockenheit, extreme Temperaturunterschiede sowie ein oft spärliches Nahrungsangebot fordern Anpassungsvermögen und besondere physiologische Leistungen. Eine erhebliche Konzentrierungsleistung der Niere (ähnlich wie bei Wüstennagetieren) deutet bereits auf eine Spezialisierung hin (WEISSER et al. 1970; BELLAMI 1972; MCMANUS 1972). Die Stoffwechselsteigerung bei Kälte ist entsprechend der guten thermischen Isolation geringer als bei anderen Nagetieren (DROZDZ 1967). Seit Jahrzehnten werden Chinchillas erfolgreich gezüchtet. Über den Grad der homoiothermen Reaktion ihrer Neugeborenen gibt es jedoch keine Untersuchungen. Drei Fragen standen deshalb im Vordergrund:

1. Die Körpertemperatur der Neugeborenen und der Jungen im Verlaufe der Entwicklung. Es zeigte sich, daß die Körpertemperatur der großen und schon dicht behaarten Neugeborenen bereits dem Niveau der erwachsenen Chinchillas entspricht. Sie ändert sich auch im Verlaufe der Jugendentwicklung nicht mehr wesentlich.
2. Die homoiotherme Reaktion bei verschiedenen Umgebungstemperaturen. Exposition bei Kälte verursacht bei den jungen Chinchillas nur in den ersten Lebenstagen einen geringen Rückgang der Körpertemperatur. Spätestens von der dritten Lebenswoche an bleibt sie auch bei anhaltender Kälte stabil. Nur die Extremitäten und die großen Ohrmuscheln werden erheblich abgekühlt. Durch thermoregulatorisches Verhalten wird die wärmeabgebende Körperoberfläche vermindert. Weniger stabil erwiesen sich die jungen Chinchillas gegenüber Hitze. Bei Umgebungstemperaturen, die über dem Niveau der Körpertemperatur liegen, tritt rasch Hyperthermie ein. Wie verschiedene andere Nagetiere (HAFEZ 1964) versuchen auch die Chinchillas durch engen Kontakt mit der Unterlage ihren überhitzten Körper zu entwärmen. Die Blutgefäße in den Ohrmuscheln werden stark erweitert. Solange das Gefälle zur Umgebungstemperatur besteht, ist auch auf diesem Wege noch eine Entwärmung möglich. Nach den Untersuchungen von WILCOX (1950) und SEELE (1968) sind keine Schweißdrüsen vorhanden. Die jungen Chinchillas sind somit gegenüber tiefen Umgebungstemperaturen widerstandsfähiger als gegenüber hohen. Dies entspricht ihrer Lebensweise, bei der sie vor hohen Extremtemperaturen weitgehend gesichert sind.
3. Die tägliche Variation der Körpertemperatur. Unter den Bedingungen eines gemäßigten Mikroklimas zeigt sich die Variation im Wechsel zwischen Ruhe und Aktivität. Der Spielraum ist jedoch bei den Jungen (2,4° C) nicht wesentlich größer als bei den Erwachsenen (2,1° C).

Neugeborene Chinchillas gehören somit wie die neugeborenen Meerschweinchen zu den *thermoregulatorisch ausgereiften* Jungen. Die Entwicklung zur Homoiothermie vollzieht sich bei ihnen schon während der späten Embryonalphase. Beide Arten repräsentieren schon am 1. Lebenstag den Typus des „Nestflüchters". Im Verlaufe ihrer postnatalen Entwicklung festigt sich die homoiotherme Reaktion noch erheblich. Die bisherigen Beobachtungen und Untersuchungen über den Entwicklungsgrad, die Temperaturregulation und das Verhalten der jungen caviomorphen Nagetiere läßt vermuten,

daß diese ganze Gruppe schon während ihrer frühen Stammesgeschichte einen hohen Grad an homoiothermer Organisation erlangte. Auch die Tatsache, daß bisher bei keinem Vertreter dieser Nagetiere Winterschlaf oder Torpor beobachtet wurde, obwohl die ökologischen Bedingungen in einigen Fällen sicher gegeben wären (CADE 1964), zeigt, daß sie als Homoiotherme bereits ein Endstadium in ihrer stammesgeschichtlichen Entwicklung erreicht haben.

Zusammenfassung

Die Temperaturregulation von vier neugeborenen und jungen Chinchillas wurde untersucht. Die Körpertemperatur der relativ großen Neugeborenen (etwa 10 % des Adultgewichtes) entspricht bereits dem Niveau der Erwachsenen. Sie ändert sich auch im Verlaufe der Jugendentwicklung nicht wesentlich (Mittel 36,6 ± 0,5° C). Kälteexposition verursacht bei den Neugeborenen nur einen geringen Rückgang der Körpertemperatur. Von der dritten Lebenswoche an bleibt die Körpertemperatur auch bei 0° C stabil. Nur die Extremitäten und Ohren kühlen dabei stark aus. Durch thermoregulatorisches Verhalten schränken die jungen Chinchillas die Auskühlung des Rumpfes ein. Bei hohen Umgebungstemperaturen geraten sie rasch in Hyperthermie. Auch hier versuchen sie durch Verhaltensreaktionen der Überhitzung entgegenzuwirken. Eine starke Erweiterung der Blutgefäße in den Ohrmuscheln steht im Zusammenhang mit der erhöhten Körpertemperatur. Bei einer Körpertemperatur von 43° C tritt eine völlige aber noch reversible Erschlaffung der Skelettmuskulatur ein. Die tägliche Variation der Körpertemperatur ist bei den jungen und adulten Chinchillas unter gemäßigten Klimabedingungen kleiner als 2,4° C. Neugeborene Chinchillas sind wie die neugeborenen Meerschweinchen thermoregulatorisch bereits „ausgereift". Wahrscheinlich erlangten alle caviomorphen Nager schon in ihrer frühen Stammesgeschichte einen hohen Grad an homoiothermer Organisation.

Summary

Post-natal growth and temperature regulation in the Chinchilla (Chinchilla laniger Molina, 1782)

Temperature regulation in 4 newborn and infant Chinchillas was studied for a period of 124 days after birth. The body temperature of the large newborns (about 10 % of adult weight) and infants (36,6 ± 0,5° C) agrees already with that of the adults. It does not essentially change during post-natal growth. Exposition to cold (6° C) caused in newborn Chinchillas only a small drop in body temperature. 3 weeks after birth body temperature was completely stabilized, even at 0° C. Only peripheral organs (legs and ears) were rather cool. Young Chinchillas prevent cooling of their trunk by thermoregulatory behavior (spherical form). At high ambient temperatures young Chinchillas soon show signs of hypothermia. They also try to prevent overheating by regulatory behavior. An enlargement of the vascular plexus in the big ears is correlated with high body temperatures and may assist thermoregulation. At a body temperature of 43,0° C one Chinchilla showed a total but reversible relaxation of skeletal muscles. The daily variation of body temperature in young Chinchillas is similar to the adults and less than 2,4° C. Newborn Chinchillas are like newborn guineapigs in that they are thermoregulatorily "mature". Probably all caviomorph rodents already reached a high degree of homeothermic organisation during their early phylogenetic development.

Literatur

ADOLPH, E. F. (1951): Responses to hypothermia in several species of infant mammals. Amer. J. Physiol. **166**, 75—91

— (1957): Ontogeny of physiological regulations in the rat. Quart. Rev. Biol. **32**, 89—137.

BELLAMY, D.; WEIR, B. J. (1972): Urine composition of some hystricomorph rodents confined to metabolism cages. Comp. Biochem. Physiol. **42** A, 759—771.

BICKEL, E. (1970): Südamerikanische Chinchillas. 4. Aufl. München: A. Philler-Verl.

BRÜCK, K.; WÜNNENBERG, B. (1965): Über die Modi der Thermogenese beim neugeborenen Warmblüter — Untersuchungen am Meerschweinchen. Pflügers Arch. ges. Physiol. **282**, 362—375.

CADE, T. J. (1964): The evolution of torpidity in rodents. Ann. Acad. Scient. Fenn. Ser. A IV Biol. **71**, 77—112.

Drozdz, A.; Goreck, A. (1967): Oxygen consumption and heat production in Chinchillas. Acta Theriol. Bialow. **12**, 81—86.
Ginglinger, A.; Kayser, Ch. (1929): Etablissement de la thermorégulation chez les homéothermes au cours du développement. Ann. Physiol. physicochim. biol. **5**, 710—758.
Hafez, E. S. E. (1964): Behavioral thermoregulation in mammals and birds. Int. J. Biometeor. **7**, 231—240.
Hensel, H. (1955): In Precht, H.; Christophersen, J.; Hensel, H.: Temperatur und Leben. Berlin, Göttingen, Heidelberg: Springer.
Hissa, R. (1968): Postnatal development of thermoregulation in the norwegian lemming and the golden hamster. Ann. Zool. Fenn. **5**, 345—383.
Kulzer, E. (1963): Temperaturregulation bei Flughunden der Gattung *Rousettus* Gray. Z. vergl. Physiol. **46**, 595—618.
McManus, J. J. (1972): Water relations of the Chinchilla; *Chinchilla laniger*. Comp. Biochem. Physiol. **41 A**, 445—450.
McIntyre, D. G.; Ederstrum, H. E. (1958): Metabolic factors in the development of homeothermy in dogs. Amer. J. Physiol. **194**, 293—296.
Naaktgeboren, C.; Slijper, E. J. (1970): Biologie der Geburt. Hamburg u. Berlin: Paul Parey.
Östbye, E. (1965): Development of thermoregulation to age and growth in the norwegian lemming (*Lemmus lemmus* L.). Nytt. Mag. Zool. **12**, 65—75.
Seele, E. (1968): Haut und Haar der Chinchillidae. Zool. Anz. **181**, 60—75.
Walker, E. P. (1964): Mammals of the world. Baltimore: The Johns Hopkins Press.
Weigold, H. (1973): Jugendentwicklung der Temperaturregulation bei der Mausohrfledermaus, *Myotis myotis* (Borkhausen, 1797). J. comp. Physiol. **85**, 169—212.
Weisser, F.; Lacy, F. B.; Weber, H.; Jamison, R. L. (1970): Renal function in the Chinchilla. Amer. J. Physiol. **219**, 1706—1713.
Wilcox, H. H. (1950): Histology of the skin and hair of the adult Chinchilla. Anat. Rec. Phil. **108**, 385—397.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Erwin Kulzer, Zoophysiologisches Institut der Universität Tübingen, D-74 Tübingen, Hölderlinstraße 12

Tooth wear as an indication of age in Badgers (*Meles meles* L.) and Red Foxes (*Vulpes vulpes* L.)

By P. J. H. van Bree, R. W. M. van Soest and L. Stroman

Receipt of Ms. 17. 3. 1973

Introduction

The examination of tooth wear has been an established method of age estimation of wild mammals for quite a long time. Particularly in wildlife management circles elaborate schemes of successive wear stages of the lower molars are used to determine the age of several species of deer in order to get some idea of the population structure. Similar but less elaborate age-wear schemes have been used in estimating age in various other mammals, such as Stoats, *Mustela erminea* L. Stroganow 1937), Gray Foxes *Urocyon cineroargenteus* (Schreber) (Wood 1958), Red Foxes, *Vulpes vulpes* L.

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 243—248
© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

(Stubbe 1965), Badgers, *Meles meles* L. (Stubbe 1965) and Pronghorns, *Antilocapra americana* (Ord) (Dow and Wright 1962). All authors concerned base their method of age determination on the assumption, that during life the teeth are gradually abraded by constant use, which in it self seems a sound assumption. However, to be of use as a reliable age indicator the wear of the teeth should be more or less similar and synchronic in all individuals of a population. This vital condition has not been taken into account in the past because most authors did not have any information on the relation between real age and estimated age, as they lacked a sufficient number of known age animals.

Recently, however, Rieck (1970) compared the wear of the molars of marked (and consequently known age) Roe Deer (*Capreolus capreolus* L.) with the schemes constructed by his fellow countrymen Nehring (1903, after Rieck 1970) and Brandt (1907, after Rieck 1970). He found that 80 % of the animals was aged accurately with the tooth wear schemes. The same was done by Keiss (1969) with Elk (*Cervus canadensis* Erxleben), but his percentage aged accurately appeared to be only 50 %. Grau et al. (1970) acquired an accuracy of 83 % with the tooth wear method applied in known age Raccoons (*Procyon lotor* L.), which were raised on a farm.

Kerwin and Mitchell (1971) studied the toothwear of Pronghorns, *Antilocapra americana* (Ord), which had been objectively aged by analysis of the growth layers in the cementum of their teeth. (A complete survey of this method and its reliability is given by Klevezal and Kleinenberg, 1969). Kerwin and Mitchell (l. c.) found a 61 % accordance. The same was done by Erickson et al. (1970) with Mule Deer,

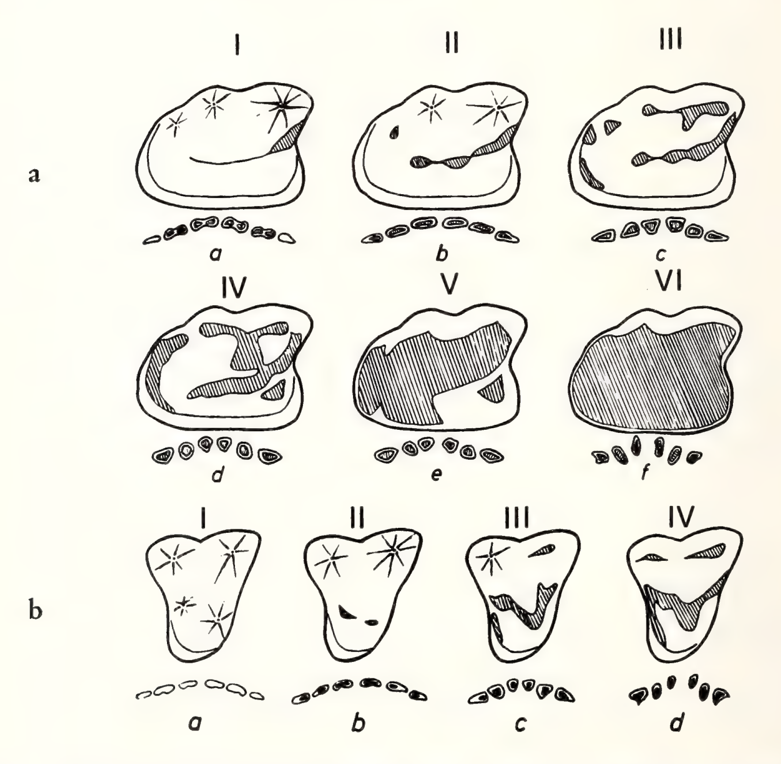


Fig. 1a. Tooth wear age stages of Badgers, *Meles meles* L., designed by Stubbe (1965). — *Fig. 1b.* Tooth wear age stages of Red Foxes, *Vulpes vulpes* L., designed by Stubbe (1965)

Odocoileus hemionus (Rafinesque) and by GILBERT and STOLT (1970) with Maine White-tailed Deer, *Odocoileus virginianus* (Zimmermann). These authors found 38 to 63 %, viz. 60 % accordance between cemental growth layers and tooth wear.

The present paper deals with the reliability of the age determination by studying the tooth wear in Badgers (*Meles meles* L.) and Red Foxes (*Vulpes vulpes* L.). The material used for this study consisted of 70 skulls of Badgers, 41 of which were from the eastern and southern parts of the Netherlands, the remainder being from the west of France, and of 176 skulls of Red Foxes, 79 of which were from the Netherlands (mostly from the Veluwe area) and 97 from the western and southern parts of France. All material is deposited in the Zoological Museum of Amsterdam (ZMA). The objective age of all specimens was assessed by using the variant of the dentin layer method designed by STIRLING (1969), which consists of cutting the (canine) teeth in half, polishing and etching the cut surface and staining it with toluidin blue. The results of the analysis of the dentin growth layers are compared with the tooth wear schemes designed by WOOD (1958) and STUBBE (1965).

Thanks are due to Dr. J. L. VAN HAAFTEN and Drs. D. KRUIZINGA of the Netherlands' Research Institute for Nature Management for supplying the material from the Netherlands, and to Prof. Dr. J. A. RIOUX of the University of Montpellier and Mr. F. CHANUDET of the Muséum d'Histoire Naturelle at La Rochelle for collecting and donating the French material. Mr. L. A. VAN DER LAAN took care of the photographic reproduction.

Objective age and tooth wear in Badgers

As the available Badger material was rather limited the skulls from France and from the Netherlands were considered together. Figure 1 a, which has been copied from STUBBE (1965) represents the scheme for the wear of the first molar (M^1) and the lower incisors. STUBBE (1965) estimated Badgers with wear stage I to be 7—9 months old; stage II is supposed to occur in animals 19—21 months old; stage III 31—33 months old; stage IV—VI over 33 months old. The narrow range of the different stages is caused by the fact that STUBBE's animals were all captured in the fall.

The present material is from all months of the year, so the scheme of STUBBE (l. c.) had to be modified. Stage I is considered to represent animals of 0—12 months old, stage II 12—24 months old, stage III 24—36 months and stage IV—VI over 36 months old. The tooth wear age estimated in this way is compared with the objective age as it was established by way of the dentin layer method. From fig. 2, which represents this comparison, it is clear that, although a general correlation between tooth wear age and objective age is not to be denied, a large part of the material was aged wrongly with the tooth wear method. Compared in detail

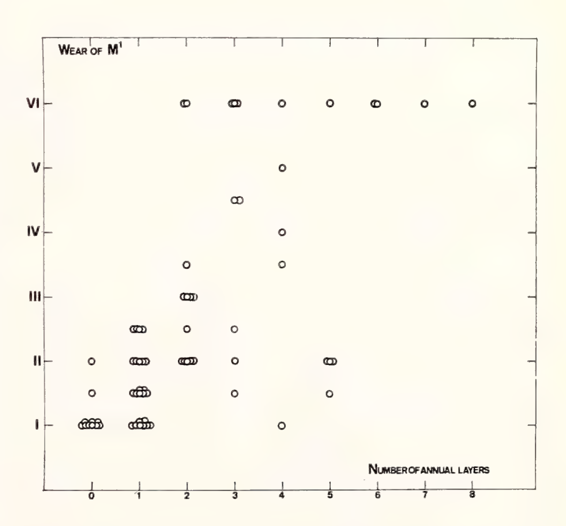


Fig. 2. Comparison of tooth wear age (vertical axis) and number of dentinal annuli (horizontal axis) in Badgers, *Meles meles* L. from the Netherlands and France

59 % was aged correctly, allowing for the fact that STUBBE (l. c.) did not specify age groups over 36 months old, although his stages V and VI suggest a further wear-age relation.

Extreme disagreement has been found in ZMA reg. no. 4062, 8705 and 10985, which were classed in wear stage II, although their objective age appeared to be 60—67 months. A point of interest is the phenomenon of unequal wear of the molars in both halves. In a number of cases the wear stage of a specimen had to be averaged as left and right molars did not concur.

Objective age and tooth wear in Red Foxes

Fairly ample material from both the Netherlands and France was available, so the two collections were considered separately. Figure 3, which was copied from WOOD (1958), represents the wear scheme for Gray Fox first upper molars. Five age groups are distinguished: 0 (0—12 months old), I (12—24 months), II (24—36 months), III (36—48 months) and IV (over 48 months). STUBBE (1965) adapted this scheme to his material of Red Foxes, limiting the number of age groups to four (fig. 1b): I (8—10 months old), II (20—22 months), III (32—34 months) and IV (over 36 months). As the material upon which the present study is based, was captured in all months of the year, and not as STUBBE's material only from the fall, WOOD's scheme (1958) was chosen to be compared with the objective age as it appeared from the dentin layers. From figure 4, which represents the comparison between tooth wear and objective age in Red Foxes from the Netherlands, and figure 5, which represents the same in Red Foxes from France, similar conclusions can be drawn as with the Badgers: a general correlation is apparent, but many specimens have been aged wrongly with the tooth wear method. Only 35 % of the Red Foxes from the Netherlands and 47 % of the french were aged in accordance with their objective age.

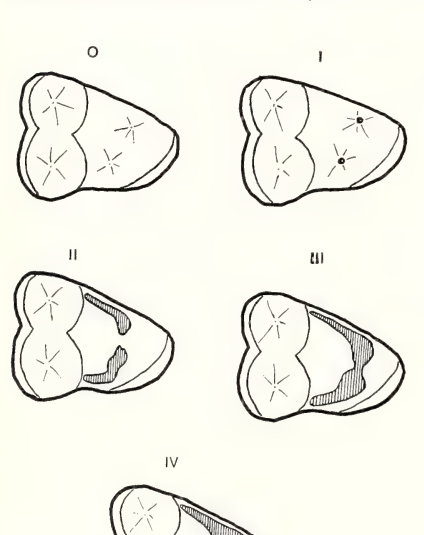


Fig. 3. Tooth wear stages of age Gray Foxes, Urocyon cineroargenteus (Schreber), designed bei WOOD (1958)

Noteworthy disagreements between tooth wear age and real age have been observed in ZMA reg. no. 8710 (8 months old and tooth wear stage II), no. 8763 (12 months old and tooth wear stage III) and no. 15414 (24 months old and tooth wear stage IV). Most disagreements, however, did not exceed the period of one year.

Discussion

From the results presented in this study and those of KERWIN and MITCHELL (1969), KEISS (1971), a. o., it must be concluded that the tooth wear method in general is an unreliable method to asses the age structure of a population sample. The great variability in the wearing process is probably due to such factors as the genetic background of the individuals, the size of the litter they originated from, the structure and the calcium content of the food taken

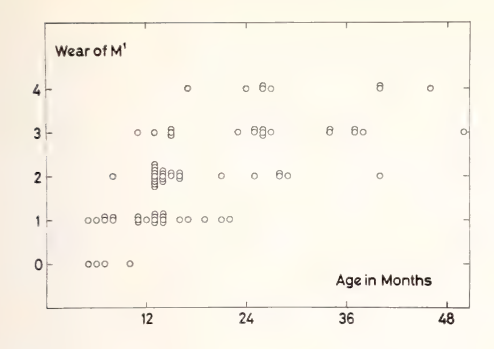


Fig. 4. Comparison of tooth wear age (vertical axis) and objective age, calculated from dentinal growth layers (horizontal axis), in Red Foxes, *Vulpes vulpes* L., from the Netherlands

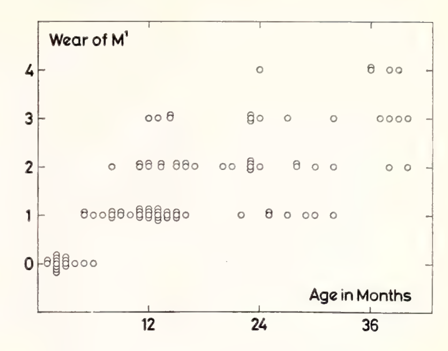


Fig. 5. Comparison of tooth wear age (vertical axis) and objective age, calculated from dentinal growth layers (horizontal axis), in Red Foxes, *Vulpes vulpes* L., from France

regularly and the individual variation in calcium metabolism. Concerning the food taken regularly, it was found by ANDERSEN (1955, after SKOOG 1970) and SKOOG (1970) that the diet of Badgers from Denmark and Sweden depends largely on the availability of the particular kinds of food.

It is possible that the tooth wear method has a greater reliability, when the sampled population lives in an enclosed uniform area, in which factors as food and available calcium are the same for all members of the population. GRAU et al. (1970) proved with captive known age Raccoons that aging by tooth wear of animals which have lived under similar optimal conditions might be nearly as accurate as that by counting annual deposits in the teeth. In most other instances, however, allowance should be made for about 40—60 % incorrect aging when studying large samples, and probably still more with small samples.

Zusammenfassung

Zahnabnutzung zur Bestimmung des Alters bei Dachsen (Meles meles L.) und Rotfüchsen (Vulpes vulpes L.)

Die Altersbestimmung von Dachsen (*Meles meles* L.) und Rotfüchsen (*Vulpes vulpes* L.) durch Zahnabnutzungsmerkmale wurde verglichen mit der objektiven Altersbestimmung durch das Zählen jährlicher Wachstumsschichten im Dentin der Zähne. Nur bei 35—60 % der untersuchten Exemplare stimmten die beiden Methoden überein. Die Altersbestimmung durch Zahnabnutzungsmerkmale wird als eine unzuverlässige Methode zur Untersuchung der Altersstruktur einer Raubtierpopulation betrachtet.

Summary

Age determination of Badgers (*Meles meles* L.) and Red Foxes (*Vulpes vulpes* L.) by tooth wear characteristics has been compared with the objective age determination by counting the annual growth layers in the dentin of teeth. In 35—60 % of the studied specimens tooth wear age and objective aged corresponded. Age determination by tooth wear characteristics is considered an unreliable method to study the age structure of a carnivore population.

References

DOW, S. A.; WRIGHT, P. L. (1962): Changes in mandibular dentition associated with age in Pronghorn antilope. J. Wildl. Managem. **26**, 1—18.

ERICKSON, J. A.; ANDERSON, A. E.; MEDIN, D. E.; BOWDEN, D. C. (1970): Estimating ages of mule deer — an evaluation of technique accuracy. J. Wildl. Managem. **34**, 523—531.

Gilbert, F. F.; Stolt, S. L. (1970): Variability in aging Maine white-tailed deer by tooth wear characteristics. J. Wildl. Managem. **34**, 532—535.
Grau, G. A.; Sanderson, G. C.; Rogers, J. P. (1970): Age determination of Raccoons. J. Wildl. Managem. **34**, 364—372.
Keiss, R. E. (1969): Comparison of eruption-wear patterns and cementum annuli as age criteria in elk. J. Wildl. Managem. **33**, 175—180.
Kerwin, M. L.; Mitchell, G. J. (1971): The validity of the wear-age technique for Alberta pronghorns. J. Wildl. Managem. **35**, 743—747.
Klevezal, G. A.; Kleinenberg, S. E. (1969): Age determination of mammals by layered structure in teeth and bone. (Akad. Nauk S. S. S. R., Inst. Morf. Zhiv., Izdatelstvo Nauka, Moscow, 1—144.) Fish. Res. Board Canada, Transl. Ser. **1024**, 1—142.
Rieck, W. (1970): Alter und Gebißabnutzung beim Rehwild. Z. Jagdw. **16**, 1—7.
Skoog, P. (1970): The food of the Swedish Badger, *Meles meles* L. Viltrevy **7**, 1—120.
Stirling, I. (1969): Tooth wear as a mortality factor in the Weddell Seal, *Leptonychotes weddelli*. J. Mammal. **50**, 559—565.
Stroganov, S. U. (1937): A method of age determination and an analysis of the age composition of ermine populations (*Mustela erminea* L.). Zool. Zhurn. **16**, 113—129.
Stubbe, M. (1965): Zur Biologie der Raubtiere eines abgeschlossenen Waldgebietes. Z. Jagdw. **11**, 73—102.
Wood, J. (1958): Age structure and productivity of a gray fox population. J. Mammal. **39**, 74—86.

Authors' address: Dr. P. J. H. van Bree, Drs. R. W. M. van Soest and L. Stroman, Institute of Taxonomic Zoology (Zool. Museum), University of Amsterdam, 53 Plantage Middenlaan, NL - Amsterdam 1004

Wurfzahl und Wurffolge beim nordischen Wiesel (*Mustela nivalis rixosa* Bangs, 1896)

Von F. Frank

Biologische Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Braunschweig

Eingang des Ms. 12. 5. 1973

Bei ausreichendem Beutetierbestand sind beim mitteleuropäischen Mauswiesel (*Mustela nivalis vulgaris* Erxleben, 1777) zwei Jahreswürfe die Regel. Den Wieseln nördlicher Breiten steht infolge des erheblich kürzeren Sommers keine gleichlange Fortpflanzungszeit zur Verfügung. Dennoch ist ihre Vermehrungsfrequenz offensichtlich nicht geringer und nur erklärbar, wenn gleichfalls zwei Jahreswürfe angenommen werden (O. Kalela 1960 in mündl. Diskussion).

1964 konnte ich ein schwedisches Wiesel-Weibchen in Zucht nehmen, das nach Größe, Gewicht und Färbung der zirkumpolaren Unterart *rixosa* angehörte (genaue Daten in einer weiteren Veröffentlichung). Dieses brachte 1965, 1966 und 1967 je drei Würfe und bewies damit, daß auch das nordische Wiesel physiologisch auf mehr als einen Jahreswurf eingestellt ist. Daß es im natürlichen Verbreitungsgebiet mehr als zwei sein könnten, ist allerdings unwahrscheinlich. Der in Gefangenschaft produzierte dritte Wurf dürfte als Reaktion auf den längeren mitteleuropäischen Sommer

(die Zucht erfolgte in Oldenburg, 53°09'/8°13') zu werten sein und lediglich beweisen, daß das nordische Wiesel die zur Reproduktion geeignete Zeit in jedem Falle voll ausnutzt.

Bei dieser Gefangenschaftszucht zeigte sich weiter, daß die Tragzeit mit genau 5 Wochen der des mitteleuropäischen Mauswiesels entspricht und daß auch die Aufzucht der Jungen etwa die gleiche Zeit in Anspruch nimmt (erstes Beuteschlagen der Jungen ziemlich regelmäßig im Alter von knapp 6 Wochen, volle Unabhängigkeit von der Mutter mit 8—9 Wochen). Die Würfe folgten aber erheblich schneller aufeinander als bei den bis dahin in Zucht gehabten mitteleuropäischen Wiesel-Weibchen.

Dies resultierte daraus, daß das Schweden-Weibchen schon 5 Wochen (zweimal 34, zweimal 35, einmal 36 und einmal 38 Tage) post partum wieder brünstig wurde, was zweifelsfrei an seinem Verhalten erkennbar war: während es das Männchen bis dahin und noch am Tage davor mit Drohrufen abwies, begegnete es ihm nach Eintritt der Brunst mit anhaltendem Girren (Begrüßungs- und Lockruf) und ließ sich sofort zur Kopula ergreifen, die in allen sechs Testfällen zur Trächtigkeit führte. Da dies mit absoluter Regelhaftigkeit geschah, ist nicht daran zu zweifeln, daß eine physiologische Gesetzmäßigkeit vorlag und daß es sich nicht um ein individuelles, sondern um ein gruppenspezifisches Phänomen handelt.

Dieses hat zur Folge, daß der größere Teil der Tragzeit bereits während der Aufzucht des vorhergehenden Wurfes absolviert werden kann. Diese „Schachtelung" der Würfe ist möglich, weil die Jungen bereits vom 14. Lebenstage an von der von der Mutter zugetragenen Beute fressen, so daß die Milchproduktion rasch reduziert werden kann und das Muttertier während der folgenden Schwangerschaft kaum mehr belastet (Stillegung des ersten Zitzenpaares 3 Wochen, des zweiten 5 Wochen, des dritten 6 Wochen nach der Geburt der Jungen, so daß nur das vierte Paar bis zu deren Selbständigwerden in Funktion bleibt). Insgesamt werden damit zur Aufzucht von zwei Jahreswürfen nur 5½ Monate benötigt.

Zweifellos sind die bei Carnivoren sonst wohl nicht vorkommenden „Schachtelwürfe" als Adaption an den kurzen nordischen Sommer zu werten. Es ist anzunehmen, daß diese „verkürzte" Wurffolge im gesamten zirkumpolaren Verbreitungsgebiet der systematisch offensichtlich einheitlichen nordischen Wiesel üblich ist. Ob auch die Mauswiesel südlicherer Breiten ihre Würfe „schachteln" können, ist ungewiß. Die *vulgaris*-Weibchen meiner Zucht ließen sich frühestens 9 bis 10 Wochen post partum, d. h. erst nach dem völligen Selbständigwerden des ersten Wurfes, wieder decken und benötigten für die Aufzucht ihrer zwei Jahreswürfe somit mehr als 7 Monate. Ein dritter Jahreswurf kam nicht vor, obwohl die Tiere in temperierten Räumen gehalten und ständig mit lebender Beute versorgt wurden. Das Material reicht aber nicht aus, um die Befähigung des mitteleuropäischen Mauswiesels zu zeitsparenden „Schachtelwürfen" definitiv auszuschließen und einen entsprechenden Unterschied in der Wurffolge mitteleuropäischer und nordischer Wiesel zu konstatieren, der angesicht der unterschiedlichen Sommerlänge im Verbreitungsgebiet beider Gruppen allerdings durchaus verständlich wäre.

Summary

Number and sequence of litters in the northern weasel

In each of three succeeding years, a nature-born captive female of the Scandinavian *Mustela nivalis rixosa* Bangs, 1896, produced three litters and thus confirmed the presumption that the weasels of northern latitudes are as capable of producing two litters per year as are those of temperate zones. Pregnancy (5 weeks) and rearing of the young (8—9 weeks) last the same time as in the Central-European *Mustela nivalis vulgaris* Erxleben, 1777. But the

mentioned female came in heat five weeks post partum so that the major time of the second pregnancy was already completed during the rearing of the first litter, and the rearing of two litters required about five and a half months. As this happened with punctual regularity, it is undoubtedly not an individual phenomenon but a general characteristic of northern weasels and to be interpreted as an adaption to the short summer of northern latitudes. Several captive females of the Central-European *M. n. vulgaris* did not come in heat until 9—10 weeks post partum, i. e. after the rearing of the young was fully completed. But the material is not sufficient for asserting their incapacity for a shortened litter sequence and for concluding a corresponding difference between the weasels of northern and temperate latitudes.

Anschrift des Verfassers: Dr. F. Frank, D—33 Braunschweig, Messeweg 11—12

Paradontal disease as a cause of tooth loss in a population of chamois *(Rupicapra rupicapra* L.) in New Zealand

By C. J. Pekelharing

Protection Forestry Division, Forest Research Institute, Rangiora, New Zealand

Receipt of Ms. 10. 9. 1973

Introduction

Paradontal disease causes the gradual destruction of tissues surrounding the tooth in the alveolus and the alveolar bone tissue, causing loss of one or more teeth. It has been reported in man (Coolidge and Hine 1958), domesticated (MacKinnon 1959; Cohrs 1954) and wild mammals (Eidmann 1939; Stubbe 1965; Rudge 1970 and Niethammer 1971).

The pathological course of paradontal disease is divided into three main phases (Coolidge and Hine 1958). The first phase – primary marginal gingivitis – begins when chemical or mechanical irritants cause the gingival tissue to become inflamed. The epithelium in the inflamed area becomes traumatic and open to bacterial infection. The second phase — periodontitis – occurs when the infection in the gingival tissue gradually penetrates through the gingival sulcus into the periodontal tissues, thereby affecting the periodontal membrane that anchors the tooth in the alveolus. This stage is accompanied by resorption of the alveolar bone crest; it is aggravated by accumulation and compaction of foreign material such as food, sand and grit within the lesion. The third phase – alveolar ostitis – begins when the infection penetrates deeper into the alveolus, causing destruction and resorption of alveolar bone. The principal connecting fibres of the periodontal membrane are affected and, because of unbalanced periodontal tension, teeth migrate from their normal position causing misalignment of the occlusal surface. With progression of the disease, as the alveolar bone itself becomes grossly infected, these teeth continue drifting until finally they are rejected. Healing of the infected area then takes place in those animals which have not succumbed to the disease. The external alveolar bone swelling is gradually resorbed, and the alveolus becomes filled with granular tissue which

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 250—255
© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

results in the expulsion of accumulated foreign matter (mainly compacted food). Finally, continuity of the oral mucuous membrane is restored over the now healed and filled alveolus.

This report describes the occurrence and incidence of paradontal disease in a population of chamois collected in New Zealand during the early southern summer of 1965–66.

Material and methods

Five hundred and seventy chamois right mandibles (lower jaws) of both sexes were collected for demographic analyses from the Copland and Rangitata river catchments in the South Island, New Zealand (Caughley 1970). The age of the male and female components was determined from growth rings in the cementum at the root of the first incisor (Pkelharing unpublished) and, when this tooth was absent, from growth restrictions on the horns (Couturier 1938).

Mandibles of mature animals were examined for symptoms of paradontal disease. Only the periodontitis, the alveolar ostitis and the final healed phase could be recognised. Mandibles arrived in the laboratory in a dried condition so that the marginal gingivitis phase could not be detected. In addition, as some of the incisors and canines were lost during transport, the study was restricted to molariform teeth.

Characteristics of the early and later periodontitis phase, the alveolar ostitis phase and the final healed phase were identified as follows:

1. Resorption of the alveolar bone crest (Fig. 1a).
2. Swelling of the mandible at the site of the infection (Fig. 1b).
3. Misalignment of teeth (Fig. 1c), usually accompanied by perforation of the jaw (Fig. 1d).
4. Missing teeth with the jaw still swollen (Fig. 1e).
5. Missing tooth or teeth with the alveolus filled and completely healed and no visible swelling of the mandible (Fig. 1f).

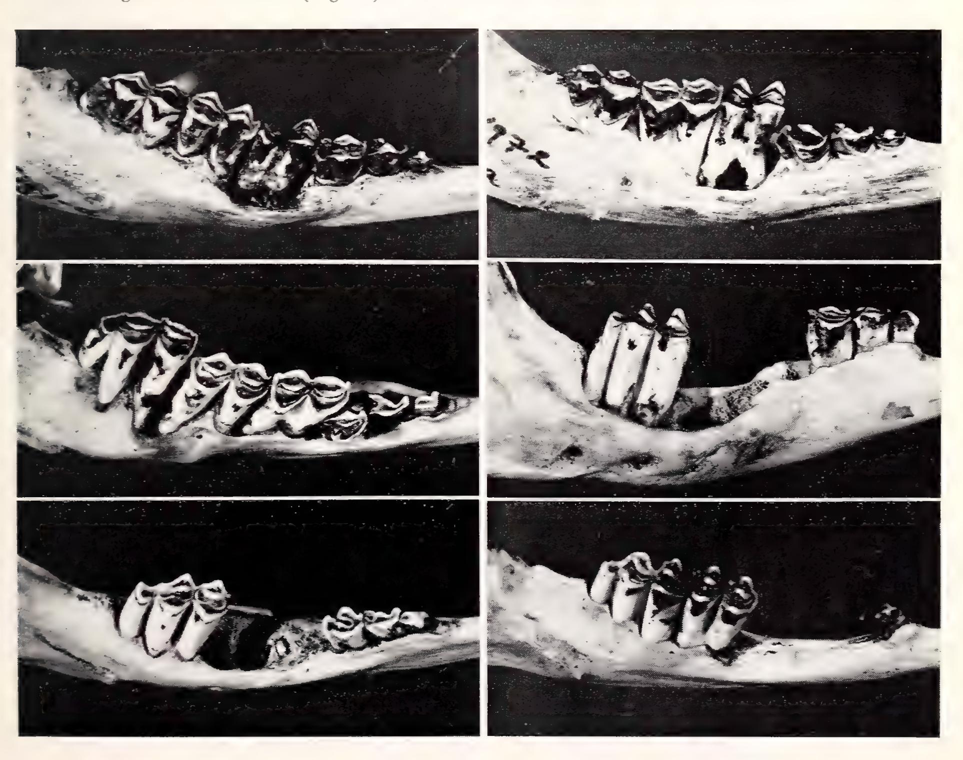


Fig. 1a—f. From left to right (Photographs by J. Burnip)

Results

Of the 570 chamois of both sexes and all ages collected, 274 animals (183 ♀♀; 91 ♂♂) were older than 36 months of age and therefore had a completely erupted permanent set of molariform teeth (Couturier 1938). Mandibles of these animals were examined for symptoms of paradontal disease. Twenty per cent (N = 56) were affected by the later phases of paradontal disease (19 % of the females, n = 34; and 24 % of the males, n = 22). No significant difference ($P < 0.05$) was detected between the proportions of animals of each sex affected by paradontal disease (G-test, Sokal and Rohlf 1969).

To detect whether there was any difference in condition between diseased and healthy animals, males, pregnant and non-pregnant females were tested separately and age specifically by a two-factor, unbalanced analysis-of-variance. The two condition indicators tested were the kidney-fat-index (Riney 1955) and the weight of the kidney without the fat (Batcheler and Clarke 1970).

Despite the fact that the means of the diseased animals were consistently lower in all three categories tested, this difference was not great enough to outweigh the natural variance within each indicator. This may be because the age and sex specific sample sizes of diseased animals were inevitably small. The table shows the frequencies of healthy and diseased animals of both sexes in each age class. The difference between the proportion of healthy and diseased animals in each age cohort was highly significant for females ($X^2 = 14.5$; d. f. = 4; $P > 0.01$) and significant for males ($X^2 = 11.05$; d. f. = 4; $P > 0.05$). Therefore, it can be concluded that with increasing age, proportionally more animals were affected by paradontal disease. This suggests that the duration of the disease from the initial marginal gingivitis phase (not detected in this study) through to the later periodontitis and alveolar ostitis phases may be a drawn out process. It also suggests that susceptibility to infection may increase with age.

Age	Preg. + Non-pregnant ♀♀			♂♂		
	Diseased	Healthy	% Dis.	Diseased	Healthy	% Dis.
3	6	64	9	1	26	4
4	6	42	13	3	17	15
5	7	19	27	2	8	20
6	4	15	21	2	7	22
7+	7	9	44	8	11	42
	30	149		16	69	
	4 diseased animals not aged			6 diseased animals not aged		

Figure 2 shows the frequency for both sexes of infected alveoli retaining teeth and alveoli with rejected teeth. It appears that teeth with the longest occlusal stress, that is those that erupt first[1], show a higher frequency of infection with paradontal disease, even though they are not necessarily rejected in that order. This pattern was similar in both sexes. Molars are obviously not as easily rejected as premolars because of their longer and sturdier root system. McCall (1969) states that, in man, alveolar bone resorption caused by periodontitis will "first be seen around the teeth which erupt first; the first molar and the incisors". This is consistent with the above result.

[1] Eruption sequence of permanent lower molariform teeth in chamois; M_1 — M_2 — M_3 — [PM_2, PM_3, PM_4] (Couturier 1938).

The pathology of the disease in chamois is similar to the type description of periodontitis complex in man. In periodontitis simplex, bone is resorbed at an even rate around each tooth throughout the mouth and pockets are of even depth. In periodontitis complex, bone is resorbed unevenly in relation to individual teeth (Box 1921). Thus, pocket formation was localised and uneven in the alveolar tissues and around the infected tooth or teeth (see Fig. 1), and usually involved the first molar in both sexes. It was followed, in the early phases of alveolar ostitis by enlargement and deepening of the alveolus and accumulation of foreign matter. In the final phase loss of the tooth occurred.

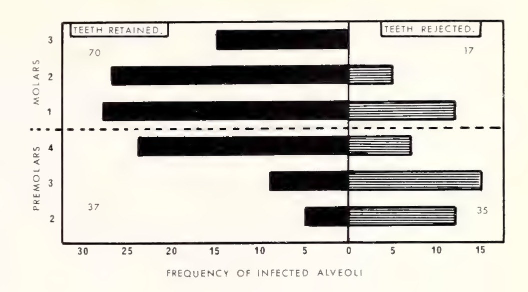


Fig. 2

Discussion

The frequency of animals infected by paradontal disease reported in this study is almost certainly an underestimate. This is because the primary marginal gingivitis phase could not be detected in the jaws of this sample; furthermore the study was restricted to molariform teeth in the lower right-hand jaws only. In several of these jaws molars were observed with abnormally elongated cusps, indicating an obvious gap in the maxillary toothrow.

There was no significant difference between the condition indices of diseased and healthy chamois in the sample studied. However, the extent of the damage caused to the alveoli of molars during the periodontitis and alveolar ostitis phases (see Figs. 1a, b, c and d) strongly suggests that animals affected by these later phases of paradontal disease were in the process of losing condition or would have lost condition. It is reasonable to assume that irritation during mastication causes reduced ingestion with a consequent lowering of the general condition. This assumption is supported by evidence given by MacKinnon (1959), and other reports published by Thompson (1906), Anon (1944), Murie (1944), Colyer (1947) and Coolidge and Hine (1958). However, the fact that some animals did survive the disease, although with a reduced dentition (see Fig. 1f) indicates that infection with paradontal disease is not necessarily fatal.

MacKinnon (1959) found no evidence in sheep of any generalised or other systemic disease (particularly of bone), and only the changes normally associated with falling condition and reduced intake of food. He also reported that in other cases of paradontal disease in sheep, he frequently observed the final healing phase after premolars had been rejected, but in the case of molars the animals usually had died or had been culled in an emaciated state before the repair process was complete. Rudge (1970) states however that in a population of feral goats on Macauley Island, Kermadec group, "the impact (of paradontal disease) on survival is not known but it probably was very slight, although it would certainly have been painful and affect chewing ability as age advanced".

Niethammer (1971) examined a sample of chamois skulls from New Zealand and concluded that both sexes show a greater dental variability than their ancestral Styrian counterparts. However, despite the fact that he observed symptoms associated with the later stages of paradontal disease, he did not consider that some of this

apparent variability (i. e. anomalies such as missing teeth, see Fig. 1f) could be the result of a pathological condition, such as paradontal disease.

He further states that chamois teeth generally, appear to be exposed to heavier wear in New Zealand than in Styria. It is possible that the harder more fibrous nature of the vegetation occurring in the New Zealand alpine pastures has contributed significantly to faster attrition. This may also account for the relatively high frequency of animals affected by paradontal disease.

I have observed symptoms identical to those described in this report in red deer, fallow deer, sika deer and wapiti *(Cervus elaphus canadensis)*. However in these cervids teeth seldom appear to be rejected, probably because of their larger size and sturdier root system. In the opossum (*Trichosurus vulpecula* Kerr) the symptoms of paradontal disease were also apparent.

Poole and Newman (1971) state that diseases of the teeth and their supporting structures are more widespread in man than any other disease, and that paradontal disease is the principal cause of tooth loss. Evidence presented in this report indicates that this disease is probably more widespread in mammals than has generally been realised.

Summary

Suspected anomalies in the teeth of chamois were related to successive phases of paradontal disease. These phases were isolated in 20 % of a sample of 274 mature chamois mandibles of both sexes.

Permanent teeth with the longest occlusal stress were the first to be affected by the disease, they were not first to be rejected however. This appeared to be correlated with the morphology of the root system.

No significant difference in general condition could be detected between healthy and infected animals as determined from the kidney-fat-index and the weight of the kidney alone, although means of diseased animals were consistently lower.

The proportion of diseased animals increased with age in both sexes.

Zusammenfassung

Paradontale Erkrankungen als Ursache von Zahnverlust in einer Population von Gemsen in Neu-Seeland

Unregelmäßigkeiten im Gebiß neuseeländischer Gemsen wurden in bezug auf aufeinanderfolgende Phasen von paradontalen Erkrankungen gegliedert.

Verschiedene dieser Phasen wurden in 20 % einer Stichprobe von 274 voll ausgewachsenen Unterkiefern festgestellt.

Die Dauerzähne mit der zeitlich längsten okklusalen Belastung wurden von der Erkrankung zuerst ergriffen. Sie wurden aber nicht als erste abgestoßen, da diese Erscheinung sich eher auf den morphologischen Bau der Zahnwurzeln beziehen ließ.

Der allgemeine Zustand der gesunden und befallenen Tiere wurde durch das 'Nieren-Fett'-Verhältnis und das Nierengewicht beurteilt. Diese zeigten aber keinen gesicherten Unterschied, obwohl die Mittelwerte der befallenen Tiere etwas niedriger lagen.

Der Anteil befallener Tiere nahm in beiden Geschlechtern mit dem Alter zu.

Acknowledgements

Thanks are expressed to Mr. C. L. Batcheler, Mr. J. A. Peters, Dr. U. Benecke and Mrs. J. Orwin of the Protection Forestry Division, Forest Research Institute, N. Z. Forest Service for critically reading drafts of the manuscript. Mrs. J. Benney is acknowledged for typing the final draft.

References

Anon. (1944): Disease Kills Feedground Elk. Wyo. Game Fish Dep. Bull **9**, 1—8.

Batcheler, C. L.; Clarke, C. M. H. (1970): Note on kidney weights and the kidney fat index. N. Z. J. Sci. **13**, 663—668.

Box, H. K. (1921): Studies in Periodontal Pathology. Canad. Dent. Res. Found. 1921.
Caughley, G. (1970): Population statistics of chamois. Mammalia **34**, 194—199.
Cohrs, P. (1954): Nieberle and Cohrs: Lehrbuch der Speziellen pathologischen Anatomie der Haustiere. 3rd edn. Jena: G. Fischer.
Colyer, F. C. (1947): Dental diseases in Animals (Paradontal). Brit. Dental J. **82**, 31—5.
Coolidge, E. D.; Hine, M. K. (1958): Periodontology. Clinical Pathology and Treatment of the Periodontal Tissues. 3rd edn. Philadelphia, USA: Lea and Febiger, 440 pp.
Couturier, M. (1938): Le Chamois. Grenoble.
Eidmann, H. (1939): Untersuchungen am Gebiß des Rothirsches und der anderen einheimischen Cerviden. Hannover: Verlag Schaper, 1939. Cited by Stubbe, Ch. (1965).
MacKinnon, M. M. (1959): A Pathological Study of an Enzootic Paradontal Disease of Mature Sheep. N. Z. vet. J. **7**, 18—26.
McCall, J. O. (1969): Role of alveolar bone in prevention of periodontal disease. J. Perio. **40**, 28—30.
Murie, A. (1944): The Wolves of Mountain McKinley. Fauna Natn. Pks U.S. Fauna Ser. **5**, 1—238.
Niethammer, G. (1971): Die Gemsen Neuseelands. Z. Säugetierkunde **36**, 228—238.
Pekelharing, C. J. (1969): Note on Determining the Age of Chamois *(Rupicapra rupicapra* L.) in New Zealand. For. Res. Inst., Prot. For. Rep. No. **73**.
Poole, D. F. G.; Newman, H. N. (1971): Dental plaque and oral health. Nature **234**, 329—331.
Riney, T. (1955): Evaluating condition of free-ranging red deer (*Cervus elaphus* L.), with special reference to New Zealand. N. Z. J. Sci. Tech. B. **36**, 429—463.
Rudge, M. R. (1970): Dental and periodontal abnormalities in two populations of feral goats (*Capra hircus* L.) in New Zealand. N. Z. J. Sc. **13**, 260—267.
Sokal, R. R.; Rohlf, F. J. (1969): Biometry. San Francisco, USA: Freeman and Co.
Stubbe, Ch. (1965): Anomalien, pathologische Veränderungen und Verletzungen am Schädel des Europäischen Rehes (*Capreolus capreolus* L.). Beiträge zur Jagd- und Wildforschung IV, Tagungsberichte Nr. **78**, 107—134.
Thompson, G. (1906): Trans. odontological Soc. 38, 76. (Cited by Colyer, F. [1947]: Brit. dental J. **82**, 31.)

Author's address: C. J. Pekelharing, Forest Research Institute, P.O. Box 106, Rangiora, New Zealand

SCHRIFTENSCHAU

Hufnagl, E.: **Libyan Mammals.** 3 Karten. Harrow: The Oleander Press. 1972. 85 S., 93 Abb., £ 4,00.

Das vorliegende Buch gibt einen kurzen Überblick über die Hauptsäugetiere Lybiens, soll aber vor allem als Feldführer bei der Bestimmung von Säugetieren in der Natur dienen. Ein übersichtlicher Bestimmungsschlüssel nach äußeren Merkmalen macht dies zumindest für die Arten möglich, auf Unterarten wird nur bei deutlichen Unterschieden eingegangen. Die Abgrenzung wird durch zusätzliche Photos und Zeichnungen vereinfacht. Oft liegen auch Abb. der Schädel und Trittsiegel vor. Für jede Form werden die Kennzeichen, der Lebensraum, die Verbreitung mit Fundortangaben und weitere Informationen (Verhalten, Haltung im Zoo, historische Berichte, etc.) angegeben. — Neuere Arbeiten sind bereits bei der Systematik (z. B. *Gerbillus aureus*) und in der ausführlichen Bibliographie berücksichtigt.

Dem speziellen Teil sind zwei einleitende Kapitel über die paläontologische Säugetierfauna Lybiens und über die Verbreitung der rezenten Formen in historischer Zeit vorangestellt. Dabei wird erschreckend deutlich, wie stark der Mensch die Säugetierfauna in Lybien dezimiert hat, und wie notwendig eine Kontrolle der eingeleiteten Schutzmaßnahmen ist.

J. Lange, Stuttgart

Krall, P.: **Der gesunde und der kranke Hund.** 9., völlig neubearb. Aufl. von Georg Müller / Richard Reinhard, Der kranke Hund. 146 S., 35 Abb., 8 Bildtaf. Hamburg und Berlin: Paul Parey 1973. Leinen 24,– DM.

Säugetierkundler werden oft über Hunde befragt, besonders über Krankheiten dieser Hausgenossen. Als erster Ratgeber eignet sich das Büchlein von Krall trefflich. In ihm wird vom gesunden Tier ausgegangen, seine Ernährung und Pflege geschildert. Die wichtigsten Hinweise auf Kennzeichen von Kranksein und verschiedene Krankheiten sind in den Grundzügen angegeben. So werden fachgerechte Ratschläge ermöglicht. W. Herre, Kiel

Wrobel, K.-H.: **Histologische, histochemische und elektronenmikroskopische Untersuchungen an der Cervix uteri des Rindes.** Berlin und Hamburg: Paul Parey 1971. Beih. 15 d. Schriftenr. Fortschritte der Veterinärmedizin / Advances in Veterinary Medicine. 120 S. 72 Abb., 12 Tab., kart. 36,— DM; für Bezieher des Zentralblattes für Veterinärmedizin 32,40 DM.

Absicht und Rahmen dieser Monographie sind in der Einleitung abgesteckt. Mit modernen dem Morphologen zur Verfügung stehenden Techniken werden Sekretionsweise und histochemisch nachweisbare Enzymaktivitäten der Epithelzellen in der Cervix uteri sowie die Struktur des Cervixbindegewebes studiert. Dabei hat es sich wieder einmal als notwendig erwiesen, allgemeine lichtmikroskopische Befunde den ins Detail gehenden Untersuchungen voranzuschicken und — dafür sind wir dem Autor dankbar — sie in der Monographie auch voranzustellen. So wird es auch interessierten Lesern, die mit den Gegebenheiten und Aussagemöglichkeiten der Elektronenmikroskopie und Enzymhistochemie nicht täglich konfrontiert werden, leichter gemacht, die Befunde in den ihnen eher zugänglichen Größenordnungsbereich zu übertragen und Zusammenhänge zu verstehen. Besonders an den Organen des weiblichen Geschlechtsapparates — hier an der Cervix uteri — wird dem informationssuchenden Leser durch die besonderen Bedingungen, die das Zyklusgeschehen mit sich bringt, in aller Deutlichkeit vor Augen geführt, daß die Morphologie nicht starr und unwandelbar, sondern durch Funktionsabläufe Veränderungen unterworfen und somit nicht ohne weiteres reproduzierbar ist. Durch hervorragende licht- und elektronenmikroskopische Abbildungen veranschaulicht und belegt, werden die in vier Untersuchungsabläufen erhobenen Befunde in der Monographie in vier Abschnitten getrennt dargelegt. Jedes Kapitel ist in sich abgeschlossen, stellt in der Einleitung die betreffende themenbezogene Literatur vor, enthält die eigenen Befunde, die abschließend besprochen werden. Alles in allem wird dem Benutzer der Monographie eine gezielte Information ermöglicht. Zur Verdeutlichung der schon erwähnten sehr engen Beziehung zwischen der Morphologie und dem zyklusbedingten Funktionswandel rückt der Autor in seiner Schlußbetrachtung den Zyklusablauf in den Vordergrund und stellt die morphologische Situation einzelner Phasen gegenüber. Für den an der normalen Morphologie interessierten Anatomen, Gynäkologen, Pathologen und Zoologen dürfte diese Monographie viele neue Erkenntnisse enthalten und umfangreiche Wissenslücken schließen helfen.

R. Schwarz, Hannover

Suchantke, A.: **Sonnensavannen und Nebelwälder.** Pflanzen, Tiere und Menschen in Ostafrika. Stuttgart: Verlag Freies Geistesleben. 1972 280 S., 150 Zeichn. Ln. 35,— DM.

Dem Verfasser geht es darum, die Vielfalt der Tier- und Pflanzenformen als Ausdruck ihrer verschiedenen Lebensräume, in die auch der Afrikaner miteinbezogen ist, zu verdeutlichen und in Kenntnis dieser Zusammenhänge beim Leser den Naturschutzgedanken zu fördern. In einer anschaulichen Schilderung seiner Reiseeindrücke vermittelt S. nicht nur eine Fülle exakter Fakten und interessanter Beobachtungen, sondern versucht auch die typische Atmosphäre der ostafrikanischen Landschaft einzufangen. Hierbei helfen ihm seine zahlreichen, nicht nur ästhetisch schönen, sondern auch sachlich hervorragenden Zeichnungen, die als wirkliche Lebensbilder der ostafrikanischen Landschaft und ihrer Bewohner gelten dürften. Obgleich manche Beobachtungen unter etwas subjektiven Aspekten stehen, kann das Buch allen Freunden der ostafrikanischen Natur und wegen der vielen gefällig dargebotenen Fakten besonders den immer zahlreicher werdenden Afrika-Touristen als Lektüre vor Antritt der Reise empfohlen werden. J. Lange, Stuttgart

Fortschritte der Verhaltensforschung

Beihefte zur „Zeitschrift für Tierpsychologie", herausgegeben von Priv.-Doz. Dr. Wolfgang Wickler, Seewiesen/Obb., und Prof. Dr. Eberhard Curio, Bochum

Im Oktober wird erscheinen:

16. Kampf- und Paarungsverhalten, soziale Rangordnung und Aktivitätsperiode beim Rothirsch *(Cervus elaphus* L.)

Von Dr. Wilfried Bützler, Göttingen. 1974. 80 Seiten mit 39 Abbildungen und 10 Tabellen. Kartoniert 24,— DM; für Bezieher der „Zeitschrift für Tierpsychologie" 21,60 DM.

Ferner sind die folgenden Beihefte erschienen:

1. Verhaltensbiologische Studien an Feldheuschrecken. Von Prof. Dr. Werner Jacobs, München. 1953. 235 Seiten, 83 Abb. Kart. 46,– DM (41,40 DM) · **2. Verhaltensstudien an Katzen.** Von Prof. Dr. Paul Leyhausen, Wuppertal. 3., vollst. neubearb. Aufl. 1973. 232 Seiten, 119 Abb. Kart. 54,– DM (48,60 DM) · **3. Verhaltensstudien am Trauerschnäpper.** Beiträge zur Ethologie und Ökologie von *Muscicapa h. hypoleuca* Pallas. Von Dr. Eberhard Curio, Seewiesen/Obb. 1959. 126 Seiten, 45 Abb. Kart. 28,– DM (25,50 DM) · **4. Trottellummen.** Die Entstehung der persönlichen Beziehungen zwischen Jungvogel und Eltern. Von Prof. Dr. Beat Tschanz, Bern. Vergriffen · **5. Searching Image in Carrion Crows.** Hunting Strategy in a Predator and some Anti-Predator Devices in Camouflaged Prey. Rabenkrähen auf der Suche nach Beute und einige Schutzmaßnahmen ihrer Beutetiere. Von Dr. Harvey J. Croze, Oxford. In engl. Sprache. 1970. 86 Seiten, 44 Abb., 2 Farbfotos, 17 Tab. Kart. 44,– DM (39,60 DM) · **6. Das Sexualverhalten des Hausrindes speziell des Stieres.** Von Dr. Hans H. Sambraus, München. 1971. 55 Seiten, 25 Abb., 9 Tab. Kart. 19,80 DM (17,80 DM) · **7. Appetence for Aggression in Juvenile Damsel Fish.** Von Dr. O. Anne E. Rasa, Seewiesen/Obb. Mit einem Vorwort von Prof. Dr. Dr. Konrad Lorenz. In engl. Sprache. 1971. 70 Seiten, 37 Abb. Kart. 29,– DM (26,10 DM) · **8. The Ontogeny of Social Behaviour in the Gray Squirrel** *(Sciurus carolinensis).* Von Dr. Robert H. Horwich, Brookfield/Ill. In engl. Sprache. 1972. 103 Seiten, 70 Abb., 7 Tab. Kart. 39,60 DM (35,60 DM) · **9. Behaviour and Ecology of Nocturnal Prosimians.** Field Studies in Gabon and Madagascar. **Comportement et Ecology de Prosimiens Nocturnes.** Etudes de Terrain au Gabon et à Madagascar. Von Dr. Pierre Charles-Dominique, Brunoy: Ecologie et vie sociale de *Galago demidovii* (Fischer 1808; Prosimii). In franz. Sprache. Von Dr. Robert D. Martin, London: A Preliminary Field-Study of the Lesser Mouse Lemur *(Microcebus murinus* J. F. Miller, 1777). In engl. Sprache. 1972. 91 Seiten, 47 Abb. und 8 Tab. Kart. 39,60 DM (35,60 DM) · **10. Early Childhood Autism - An Ethological Approach.** Von Elizabeth A. Tinbergen und Prof. Dr. Niko Tinbergen, Oxford. In engl. Sprache. 1972. 53 Seiten, 10 Abb. Kart. 24,– DM (21,60 DM) · **11. Verhaltensstudien an Prachtlibellen.** Beiträge zur Ethologie und Evolution der *Calopterygidae* Selys, 1850 *(Odonata; Zygoptera).* Von Dr. Armin Heymer, Brunoy. 1973. 100 Seiten, 73 Abb., davon 10 farbig. Kart. 46,– DM (41,40 DM) · **12. Das Sexualverhalten der domestizierten einheimischen Wiederkäuer.** Von Dr. Dr. Hans H. Sambraus, München. 1973. 100 Seiten, 31 Abb., 41 Tab. Kart. 37,– DM (33,30 DM) · **13. Das Aktionssystem der Zwergohreule** *Otus scops scops* (Linné, 1758). Von Lilli Koenig, Wien. 1973. 124 Seiten, 54 Abb., 4 Tab. Kart. 54,– DM (48,60 DM) · **14. Fortpflanzungsbiologie und Verhalten bei** *Cebuella pygmaea* **und** *Tamarin tamarin* **(Primates Platyrrhina, Callithricidae).** Von Anita Cristen, Zürich. 1974. 79 Seiten 50 Abb., 22 Tab. Kart. 39,60 DM (35,60 DM) · **15. Das Ausdrucksverhalten des Javaneraffen** (*Macaca fascicularis* Raffles, 1821). Eine Einführung. Von Dr. Walter Angst, Basel. 1974. 91 Seiten, 16 Abb., 4 Figuren, 4 Schemata. Kart. 39,60 DM (35,60 DM)

Die Vorzugspreise für Bezieher der „Zeitschrift für Tierpsychologie" sind in Klammern gesetzt

VERLAG PAUL PAREY · BERLIN UND HAMBURG

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 128,— DM zuzügl. amtl. Postgebühren. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 23,50 DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder beim Verlag Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden.
Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Mammalia depicta

Beihefte zur „Zeitschrift für Säugetierkunde“, herausgegeben von
Prof. Dr. Dr. h. c. Wolf Herre, Kiel, und Prof. Dr. Manfred Röhrs, Hannover

„Mammalia depicta“ ist eine Monographien-Serie über Säugetiere. Sie soll dazu beitragen, das verstreute Einzelwissen kritisch zu sichten und in biologischer Schau zusammenfassend darzustellen. Sämtliche zur Zeit lieferbaren und künftig erscheinenden Hefte der “Mammalia depicta“ stehen als Beihefte zur „Zeitschrift für Säugetierkunde“ den Mitgliedern der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde“ mit einem Nachlaß von 20 % zur Verfügung.

1. Der Alpensteinbock in seinem Lebensraum

(Capra ibex L.). Ein ökologischer Vergleich. Von Dr. Bernhard Nievergelt, Zürich. 1966. 85 Seiten mit 40 Abbildungen und 13 Tabellen. Kartoniert 20,— DM

2. Der Blaubock

(*Hippotragus leucophaeus* Pallas, 1766). Eine Dokumentation. Von Dr. Erna Mohr. 1967. 81 Seiten mit 53 Abbildungen und 5 Tabellen. Kartoniert 32,— DM

3. Succession of Rodent Faunas During the Upper Pleistocene of Israel

Morphologie, Taxonomie und Systematik der Nagetierfauna in Israel während des Jüngeren Pleistozäns. Von Dr. Eitan Tchernov, Jerusalem. 1968. 152 Seiten, 130 Abbildungen und Diagramme, 40 Tabellen. Text in Englisch. Kartoniert 52,— DM

4. Das Sozialverhalten des Rehes

(Capreolus capreolus L.). Eine Feldstudie. Von Dr. Fred Kurt, Zürich. 2., neubearbeitete und erweiterte Auflage in Vorbereitung

5. Ecology and Behaviour of the Black Rhinoceros

(Diceros bicornis L.). A Field Study. Von Prof. Dr. Rudolf Schenkel, Basel, und Dr. Lotte Schenkel-Hulliger, Basel. 1969. 101 Seiten mit 26 Abbildungen und 7 Tabellen. Text in Englisch. Kartoniert 28,— DM

6. The Biology and Behaviour of the Reedbuck in the Kruger National Park

(Redunca arundinum Boddaert, 1785). Von Dr. Hartmut Jungius, Kiel. 1971. 106 Seiten mit 32 Abbildungen und 20 Tabellen. Text in Englisch. Kartoniert 34,— DM

7. The Population Dynamics of the Waterbuck in the Sabi-Sand Wildtuin

(Kobus ellipsiprymnus Ogilby, 1833). Von Harry John Herbert, Dett/Rhodesien. 1972. 68 Seiten mit 36 Abbildungen und 15 Tabellen. Text in Englisch. Kartoniert 34,— DM

8. Lebensweise und Bedeutung des Luchses in der Kulturlandschaft

dargestellt anhand der Ausrottungsgeschichte in der Schweiz. Von Dr. Kurt Eiberle, Zürich. 1972. 65 Seiten mit 11 Abbildungen und 4 Tabellen. Kartoniert 28,— DM

9. Zur Biologie des Damwildes

(Cervus dama L., 1758). Von Dr. Günther Heidemann, Kiel. 1973. 95 Seiten mit 27 Abbildungen und 4 Tabellen. Kartoniert 36,— DM

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Mammal

C 22209 F

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

Herausgegeben von P. J. H. van Bree, Amsterdam — W. Fiedler, Wien — W. Herre, Kiel — K. Herter, Berlin — H.-G. Klös, Berlin — H.-J. Kuhn, Frankfurt a. M. — B. Lanza, Florenz — T. C. S. Morrison-Scott, London — H. Nachtsheim, Berlin — J. Niethammer, Bonn — H. Reichstein, Kiel — D. Starck, Frankfurt a. M. — F. Strauss, Bern — E. Thenius, Wien — W. Verheyen, Antwerpen

Schriftleitung M. Röhrs, Hannover — H. Schliemann, Hamburg

39. BAND · HEFT 5

Oktober 1974





VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Inhalt

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts and by Current Contents (Series Agriculture, Biology and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

---

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

Herausgeberschaft und Schriftleitung: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Herrn Prof. Dr. Manfred Röhrs, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule, 3000 Hannover, Bischofsholer Damm 15. Korrekturfahnen bitten wir z. Hd. Herrn Prof. Dr. Harald Schliemann, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität, 2000 Hamburg 13, Papendamm 3, zurückzusenden.

Manuskripte: Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse von wenigen Zeilen in deutscher und englischer Sprache sowie eine englische Übersetzung des Titels anzufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerokopie, Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe der von der Verwertungsgesellschaft Wissenschaft GmbH abgeschlossenen Gesamtverträge zu behandeln.

Sonderdrucke: An Stelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Vorbehalt aller Rechte: Die in dieser Zeitschrift veröffentlichten Beiträge sind urheberrechtlich geschützt. Die dadurch begründeten Rechte, insbesondere die der Übersetzung, des Nachdrucks, des Vortrags, der Entnahme von Abbildungen und Tabellen, der Funk- und Fernsehsendung, der Vervielfältigung auf photomechanischem oder ähnlichem Wege oder im Magnettonverfahren sowie der Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen, bleiben, auch bei nur auszugsweiser Verwertung, vorbehalten. Werden von einzelnen Beiträgen oder Beitragsteilen einzelne Vervielfältigungsstücke in dem nach § 54 Abs. 1 UrhG zulässigen Umfang für gewerbliche Zwecke hergestellt, ist dafür eine Vergütung gemäß den gleichlautenden Gesamtverträgen zwischen der Verwertungsgesellschaft Wissenschaft GmbH (ehemals Inkassostelle für urheberrechtliche Vervielfältigungsgebühren GmbH), 6 Frankfurt/Main, Großer Hirschgraben 17—21, und dem Bundesverband der Deutschen Industrie e. V., dem Gesamtverband der Versicherungswirtschaft e. V., dem Bundesverband deutscher Banken e. V., dem Deutschen Sparkassen- und Giroverband und dem Verband der Privaten Bausparkassen e. V., an die Verwertungsgesellschaft Wissenschaft zu entrichten. Erfolgt die Entrichtung der Gebühren durch Wertmarken der Verwertungsgesellschaft Wissenschaft, so ist für jedes vervielfältigte Blatt eine Marke im Wert von 0,40 DM zu verwenden. Die Vervielfältigungen sind mit einem Vermerk über die Quelle und den Vervielfältiger zu versehen.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 128,— DM zuzügl. amtl. Postgebühren. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 23,50 DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden.

Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin. — Printed in Germany by C. Beckers Buchdruckerei, Uelzen.

Z. Säugetierkunde 39 (1974), H. 5, S. 257—320
ISSN 0044—3468 / ASTM-Coden: ZSAEA 7 39 (5) 257—320 (1974)

Die Haarkleider der Waldspitzmaus *Sorex araneus*

Von HEIDI BIEBER* und GUNHILD EICK

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bonn, Arbeitsgruppe Mammalogie

Eingang des Ms. 14. 1. 1974

Einleitung

Vielfach unterscheiden sich die Felle der Säugetiere in Abhängigkeit von Alter und Jahreszeit. Die Unterschiede werden gewöhnlich als Gesamteindruck der Fellstruktur angegeben, so daß man nicht weiß, auf welche Parameter im Aufbau von Einzelhaaren sie zurückgeführt werden können. Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, am Beispiel der Waldspitzmaus, *Sorex araneus,* die unterschiedlichen Haarkleider auf Strukturunterschiede im Einzelhaar zurückzuführen.

STEIN (1954) unterscheidet bei der Waldspitzmaus in ihrem maximal 18 Monate währenden Leben 5 Haarkleider, von denen aber 3 vorherrschen, die durch jahreszeitlich gebundene Haarwechsel gegeneinander begrenzt sind:

1. Jugendkleid der im gleichen Sommer geborenen, bereits selbständigen Jungtiere, das durch den Herbsthaarwechsel abgelegt wird.
2. Winterkleid, das durch den vorerwähnten Herbsthaarwechsel entsteht und mit dem Frühjahrshaarwechsel endet.
3. Alterskleid der im Vorjahr geborenen, geschlechtsreifen Tiere, das beim Frühjahrshaarwechsel entsteht.

Dies Alterskleid kann bei einer sommerlichen Zwischenmauser erneuert werden, das Nachfolgekleid durch eine partielle, ganz ungeregelte, sog. Senexmauser teilweise ersetzt werden.

In dieser Arbeit beschränken wir uns auf die Betrachtung der drei durch jahreszeitliche Mausern begrenzten Haarkleider 1—3.

Material und Methoden

Das Material bestand aus 12 Waldspitzmäusen der Art *Sorex araneus* aus der Umgebung von Bonn, die uns Prof. J. NIETHAMMER freundlicherweise überließ, davon 2 Jungtiere und je 5 adulte Sommer- bzw. Winterfänge. Von den Sommertieren hat das ♀ 3900 eine etwas abweichende Flankenpigmentierung; es könnte sich also um ein Exemplar im 4. oder 5. Haarkleid (vgl. Tab. 5) handeln. Am Haarkleid sollten erfaßt und verglichen werden: Haarlänge, Länge und Dicke der Granne, Länge und Knickverteilung des Schaftes und die Pigmentverteilung im Haar (vgl. Abb. 1).

Zur Untersuchung der Haare wurden Haarbüschel sowohl vom Rücken, etwa einen Zentimeter oberhalb des Schwanzansatzes, als auch aus der Flanke entnommen. Die Haare entlüfteten wir drei bis vier Tage lang in Glycerin bei 60° C und maßen sie bei 40facher Vergrößerung unter einer binokularen Lupe mit Hilfe einer Okularstrichplatte aus. Auch das Klassifizieren und Auszählen der verschiedenen Haartypen erfolgte unter der Lupe. Von jedem Haartyp wurde ein Exemplar vermessen und gezeichnet (Abb. 2 und 3).

Danach folgten Messungen der Gesamthaarlänge, der Grannenlänge, der Länge der ver-

* Für die Förderung dieser Arbeit danke ich der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 257—269
© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

schiedenen Haarabschnitte zwischen etwa vorhandenen Knickstellen und Messungen des Haarfarbmusters der Granne (d. i. Spitze und Binde, bzw. Aufhellungszone) an je 100 Rücken- und 50 Flankenhaaren pro Tier. Aus den Einzelwerten (im Maßstab 1 Einheit (E) = 0,24 mm) errechneten wir die jeweiligen Mittelwerte (M) und deren Streuung (s). Auch die maximale Haardicke der Granne wurde an je 50 Grannenhaaren pro Tier gemessen und der entsprechende Mittelwert errechnet.

Zur Erklärung der Färbungsunterschiede zwischen Sommer- und Winterfell (speziell an den Flanken) war es nötig, an den beiden gebänderten Haartypen (Grannen- und Grannen-Wollhaaren) die Länge der Granne (bis zum 1. Knick) und die pigmentierten bzw. pigmentfreien Abschnitte genau zu vermessen. Aus jeder Entnahmestelle (am Rücken bzw. an der Flanke) benutzten wir je 25 Grannen- und je 25 Grannen-Wollhaare; danach wurden die Einzelwerte gemittelt. Zum Schluß verglichen wir die prozentualen Anteile dieser Haare im Sommer- und Winterfell miteinander.

Ergebnis

a. Haartypen

Das Fell der Waldspitzmäuse setzt sich wie bei anderen Säugern aus unterschiedlich geformten Haaren zusammen, wobei hauptsächlich vier Haartypen (mit einer Reihe von Zwischenformen) auftreten. Diese Haupttypen sind einerseits durch Länge und Dicke, andererseits durch verschiedene Pigmentierung, Stärke und Krümmungsverhältnisse voneinander zu trennen.

Die erste Hauptform bilden die sogenannten Leithaare; sie sind gerade gestreckt und von allen Haaren am längsten und kräftigsten (Abb. 1). Beim zweiten Haartyp, dem gebänderten Grannenhaar, ist das Haar hinter der Spitze zu einer „Granne" verdickt und der gleichmäßig dünne Schaft dreimal geknickt. Zu den Grannen-Wollhaaren gehören die viermal geknickten, gebänderten Grannenhaare (s. Abb. 1—3). Der vierten Haarform, den Wollhaaren, fehlt die apikale Granne und die Aufhellungszone; das Haar ist fast gleichmäßig dünn und mehrfach geknickt.

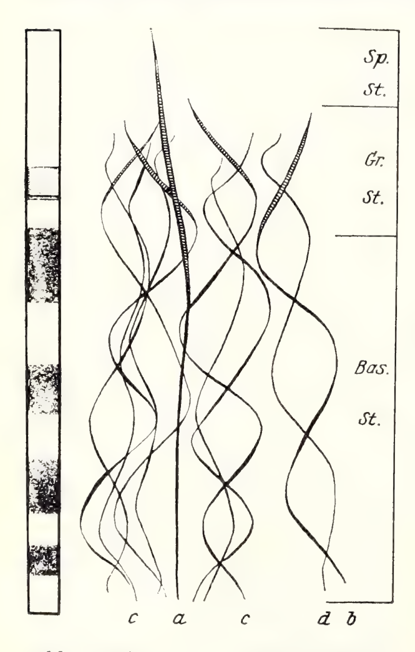


Abb. 1. Schema des Stufenaufbaus bei der Rückenbehaarung nach Toldt (1935). a = Leithaare; b = Grannenhaare; c = Grannen-Wollhaare; d = Wollhaare

Aus den Haartypen ergibt sich (nach Toldt 1935; Abb. 1) ein dreistufiger Aufbau des Haarkleides mit einer basalen Stufe, einer Grannenstufe und der Spitzenstufe.

In der basalen Stufe liegen die gewellten Schaftteile von Grannen- und Wollhaaren bis etwa zu den Grannen; sie sorgen vornehmlich für die Wärmeisolation. Die Grannenstufe erstreckt sich über den Bereich der Grannen, enthält auch die Wollhaarspitzen und bildet die eigentliche Felloberfläche. Die Spitzenstufe wird von den mehr oder weniger über die Felloberfläche hinausragenden einzelnen Spitzen der Leithaare gebildet (Toldt 1935).

b. Färbung

Die Färbung des einzelnen Haares beruht auf der Menge und der Verteilung der Melanine; daneben übt der Luftgehalt in Rinde und Mark einen Einfluß auf die Haar-Helligkeit aus, da durch eingelagerte Luft das Haar heller erscheint

und das Fell einen Silberschimmer erhält. Pigmentfreie Haare sehen durch die eingelagerte Luft weißlich aus (Ventralseite der Spitzmäuse, im Winterkleid der Flanke).

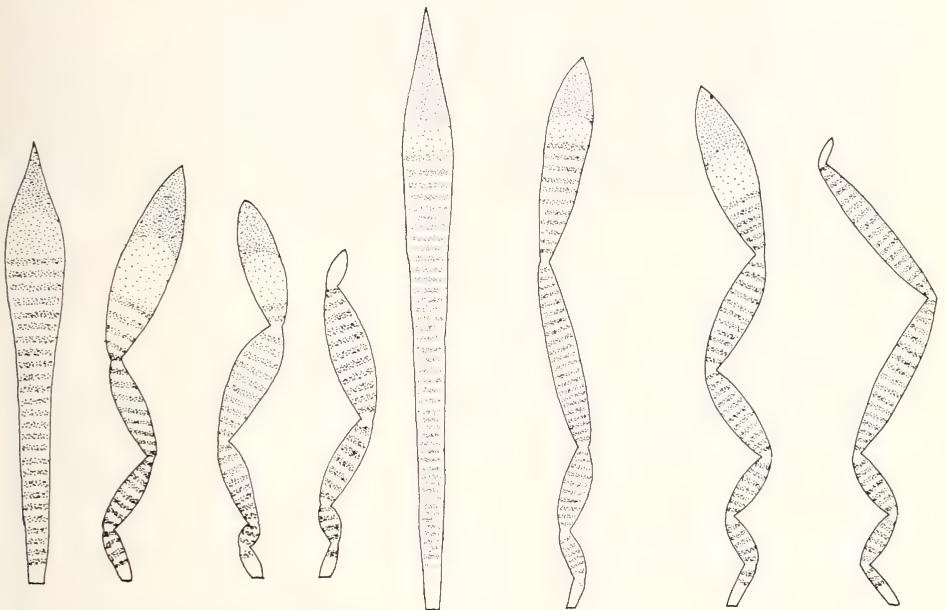


Abb. 2. Pigmentverteilung in den Rükkenhaaren beim adulten Sommerfell (a, b, c, d vgl. Abb. 1)

Abb. 3. Pigmentverteilung in den Rückenhaaren beim Winterfell (a, b, c, d vgl. Abb. 1)

Die Waldspitzmaus ist auf dem Rücken dunkelbraun, auf der Bauchseite weißlichgrau gefärbt. Die Flanke stellt eine Übergangszone dar, die in ihrer Ausfärbung je nach Jahreszeit variiert. Im Sommer erscheinen die Flanken hellbraun, im Winter begrenzen sie den dunklen Rücken als silbergraue Streifen. Dadurch wirkt das Winterfell lebhafter als das gleichmäßiger getönte Sommerfell. Das Pigment ist in den Haaren der Waldspitzmaus ungleichmäßig verteilt: dunkle Spitze- und Aufhellungszone im Grannenbereich — mehr oder weniger stark pigmentierte Basis.

Die Länge der einzelnen Abschnitte wechselt je nach Länge und Form des Haarschaftes. Wie bei vielen Säugern gilt auch hier die Regel: je dicker das Haar, desto stärker ist es pigmentiert (Zaloudek 1974). Die apikale Aufhellungszone (nach Toldt 1935, der „subapikale Ring") ist bei den Grannenhaaren meist am deutlichsten ausgeprägt, nimmt den größten Teil der Granne ein und reicht bis nahe an den Knick im Haar (Abb. 2 und 3). Unterhalb der dunklen Spitze findet sich auch bei den Leithaaren eine aufgehellte Zone; sie ist hier jedoch nicht so deutlich ausgebildet wie bei den Grannenhaaren. Die Wollhaare mit ihrer kurzen, unpigmentierten Spitze zeigen keine Aufhellungszone (Abb. 2 und 3).

Meßergebnisse

a. Haarlänge

Zunächst sollen die mittleren Längen aller Haartypen (vgl. Abbildung 3) an Jugend-, Winter- und Sommerfellen verglichen werden, sowohl aus dem Rücken- als auch aus

dem Flankenfell (Tab. 1). Die Werte sind in Einheiten der Okularstrichplatte angegeben: 1 Einheit (E) = 0,24 mm.

Beim Haarlängenvergleich (Entnahmestelle Rückenmitte) der verschiedenen Haarkleider fällt auf, daß sich das Winterfell sehr stark vom Jugendkleid und dem nachfolgenden Sommerhaar unterscheidet. An den Haarschaft der Sommerhaare wird ein weiterer Abschnitt angefügt, dadurch sind die Winterhaare generell sehr viel länger. Die Grannenlängen von Grannen- und Grannen-Wollhaaren ändern sich dabei nicht (vgl. Tab. 4), der Längenzuwachs erfolgt an der Basis. Durch die längere Haarbasis verändert sich auch die Knickzahl der Haartypen Grannenhaar, Grannen-Wollhaar und Wollhaar (Abb. 3; Tab. 1 und 2). Aus den Grannenhaaren mit 3 Knicken im

Tabelle 1

Mittlere Haarlängen Rückenmitte

(Einheiten: 1 E = 0,24 mm)

Haarkleid		Tier Nr.	Fang-datum	Leithaar gestreckt	Grannen-haar	Grannen-Wollhaar	Wollhaar
					3 Knicke	4 Knicke	4 Knicke
Jugend		86	4. 8.	226	187	188	163
		117	6. 8.	237	193	191	173
	M			231,6	190	189,5	168
	s			7,8	4,2	2,1	7,1
					4 Knicke	5 Knicke	5 Knicke
		3369	27. 1.	302	337	316	308
		3433	26. 2.	324	297	288	269
Winter		3448	9. 3.	314	303	296	271
		3449	9. 3.	289	286	278	259
		3478	17. 3.	323	301	285	269
	M			310,4	304,8	292,6	275,2
	s			14,9	19,1	14,6	18,9
					3 Knicke	4 Knicke	4 Knicke
		75	16. 6.	212	198	198	151
		2293	16. 9.	208	161	163	146
		3533	12. 4.	202	186	190	163
Sommer		3901	7. 9.	209	183	184	163
Zw. H.		3900	7. 9.	202	195	194	181
	M			206,6	184,6	185,8	160,8
	s			4,5	14,6	13,8	13,5
t-Test		Jugend/ Winter		6,8575**	7,9576***	9,4203***	7,4408***
		Winter/ Sommer	t =	14,9494***	11,1661***	11,9119***	11,0000***
		Jugend/ Sommer	t =	5,6308**	0,4901	0,3584	0,6878

M = Mittelwert; s = Streuung; Zw. H. = Tier mit sommerlicher Zwischenhärung (Haarwechsel Nr. 4 oder 5); ** = signifikant bei $p < 0,01$; *** = signifikant bei $p < 0,001$

Tabelle 2

Mittlere Haarlängen aus der Flanke

(Einheiten: 1 E = 0,24 mm)

Haarkleid		Tier Nr.	Leithaar gestreckt	Grannen-haar	Grannen-Wollhaar	Wollhaar
				3 Knicke	4 Knicke	4 Knicke
		86	—	179	177	164
Jugend		117	—	178	185	163
	M			178,5	181,0	163,5
	s			0,7	5,7	0,7
				4 Knicke	5 Knicke	5 Knicke
		3369		285	281	257
		3433		270	271	233
Winter		3448		273	274	248
		3449	289	262	269	239
		3478		273	259	238
	M		289,0	272,6	270,8	243,0
	s			8,3	8,0	9,5
				3 Knicke	4 Knicke	4 Knicke
		75	193	171	176	154
Sommer		3901	203	172	175	156
Zw. H.		3900	215	181	184	161
	M		203,7	174,7	178,3	157,0
	s		11,0	5,5	4,9	3,6
	t =	Jugend/ Winter	—	15,2026***	14,1234***	11,1605***
t-Test	t =	Winter/ Sommer	—	17,9786***	17,7469***	14,6460***
	t =	Jugend/ Sommer	—	0,9298	0,5623	2,3960

Zw. H. = Tier mit sommerlicher Zwischenhärung (Haarwechsel Nr. 4 oder 5);
*** = signifikant bei $p < 0{,}001$

Jugend- und Sommerfell werden im Winterfell Grannenhaare mit 4 Knicken. Ebenso erhöht sich die Knickzahl bei den Grannen-Wollhaaren und Wollhaaren: im Jugend- und Sommerfell finden sich je 4 Knicke, im Winterfell je 5 Knicke.

Die Haarlängen im Winterfell unterscheiden sich signifikant von den Haarlängen aller anderen Felle. Die Längen der verschiedenen Haartypen auf dem Rücken sind für das Jugend- und das adulte Sommerfell annähernd gleich, so daß nur bei den Leithaaren ein Längenunterschied festzustellen war (Tab. 1). Da diese Differenz recht klein und das Untersuchungsmaterial gering war, könnten die Längenunterschiede auch zufällig sein und sich Jugend- und Sommerhaarkleider in der Länge weitgehend gleichen. Die Haarlängen des Tieres mit Zwischenhärung (♀ 3900) liegen im Streuungsbereich der übrigen Sommertiere.

Die Untersuchung der Haarlängen aus den Flanken führt zu entsprechenden Ergebnissen: Im Winterfell sind die Haare signifikant länger als im Jugend- oder im nachfolgenden Sommerfell; außerdem haben die geknickten Haartypen im Winter je einen zusätzlichen Knick im Schaft. Insgesamt sind die Haare an den Flanken etwas kürzer als auf dem Rücken. Wie bei anderen Säugern werden die Haare vom Rücken zum Bauch kürzer und feiner, so daß an der Flanke prozentual weniger Leithaare auftreten (Cleffmann 1953; Zaloudek 1974). Jugend- und Sommerfell unterscheiden sich nicht in der Haarlänge an den Flanken, auch das Tier mit der 4. (oder 5.) Mauser zeigt nur wenig abweichende Werte, so daß wir es mit den adulten Sommertieren gemeinsam auswerten konnten.

b. Haardicke

Ein weiteres Unterscheidungsmerkmal der verschiedenen Haarkleider ist die wechselnde Haardicke. Um diese Unterschiede verdeutlichen zu können, haben wir jeweils an Grannen- und Grannen-Wollhaaren die maximale Schaftstärke etwa in der Mitte der Granne gemessen (Tab. 3).

Es treten klar zwei Merkmale hervor: Erstens ist das Grannenhaar wie erwartet in jedem Haarkleid stärker als das Grannen-Wollhaar ausgebildet, und zweitens sind

Tabelle 3

Maximale Grannendicke in Einheiten

(1 E = 0,24 mm)

Haarkleid		Tier Nr.	Grannenhaar	Grannen-Wollhaar
Jugend		86	9,4	6,4
		117	9,2	6,3
	M		9,3	6,35
	s		0,14	0,07
Winter		3433	11,1	8,3
		3448	10,9	7,8
		3449	11,8	9,3
		3478	10,3	7,2
	M		11,03	8,15
	s		0,62	0,89
Sommer Zw. H.		75	11,5	8,6
		3901	11,3	8,7
		3900	12,3	9,3
	M		11,7	8,87
	s		0,53	0,38
t-Test	t =	Jugend/Winter	3,6882*	2,6974
	t =	Winter/Sommer	1,5127	1,2869
	t =	Jugend/Sommer	5,9805**	8,8177**

Zw. H. = Tier mit sommerlicher Zwischenhärung (Haarwechsel Nr. 4 oder 5);
* = signifikant bei $p < 0{,}05$; ** signifikant bei $p < 0{,}01$

Tabelle 4

Haarmuster der Granne von Rückenhaaren

(Spitze, Aufhellungszone, Grannenbasis; Einheiten: 1 E = 0,24 mm)

Haarkleid	Tier Nr.		Grannenhaare				Grannen-Wollhaare			
			Spitze	Aufh.-Zone	Gr.-Basis	Gr.-Länge	Spitze	Aufh.-Zone	Gr.-Basis	Gr.-Länge
	86		21	40	34	95	18	27	11	56
	117		19	38	36	93	16	29	11	56
Jugend		M	20	39	35	94	17	28	11	56
			1,4	1,4	1,4	1,4	1,4	1,4	0,0	0,0
	Anteil		21 %	42 %	37 %	100 %	30 %	50 %	20 %	100 %
	3433		28	18	86	132	25	20	19	64
	3448		28	13	69	110	24	15	19	58
	3449		29	10	71	110	26	13	22	61
	3478		25	17	83	125	22	16	24	62
Winter		M	28	15	77	119	24	16	21	61
			1,7	3,7	8,5	11,1	1,7	2,9	2,5	2,5
	Anteil		23 %	13 %	64 %	100 %	40 %	26 %	34 %	100 %
	75		25	31	56	112	20	27	13	60
	2293		21	38	47	106	19	30	12	61
Sommer	3901		24	37	35	96	18	27	12	57
Zw. H.	3900		26	24	47	98	20	23	13	56
		M	24	33	46	103	19	27	13	59
			2,2	6,5	8,6	7,4	1,0	2,9	0,6	2,4
	Anteil		23 %	32 %	45 %	100 %	32 %	46 %	22 %	100 %

Zw. H. = Tier mit sommerlicher Zwischenhärung (Haarwechsel Nr. 4);

Fortsetzung der Tabelle 4 auf S. 264

Tabelle 4 (Fortsetzung)

Haarkleid	Tier Nr.		Grannenhaare				Grannen-Wollhaare			
			Spitze	Aufh.-Zone	Gr.-Basis	Gr.-Länge	Spitze	Aufh.-Zone	Gr.-Basis	Gr.-Länge
t-Test der mm-Werte	Jugend/Winter n = 6	t =	5,32**	8,36**	6,56**	3,01*	5,72**	5,24**	5,44**	2,65
	Winter/Sommer n = 8	t =	2,83*	4,81**	5,12**	2,43	5,77**	5,33**	6,19***	1,17
	Jugend/Sommer n = 6	t =	2,31	1,22	1,69	1,66	1,85	0,44	3,27*	1,73
t-Test der %-Anteile	Jugend/Winter n = 6	t =	0,87	14,98***	22,05***		3,48	7,28**	4,78**	
	Winter/Sommer n = 8	t =	0,00	5,14**	5,93**		3,77**	7,47***	5,76**	
	Jugend/Sommer n = 6	t =	0,72	1,91	1,68		0,91	1,39	1,88	

* = signifikant bei p < 0,05; ** = signifikant bei p < 0,01; *** = signifikant bei p < 0,001

die Haare der adulten Tiere dicker als die der Jungtiere (Lubnow et al. 1969). Die dünneren Haare der Jungtiere entsprechen der bedeutend zarteren Haut und damit der geringeren Haarwurzelgröße. Die Differenzen zwischen der Haardicke des adulten Winter- und Sommerfells sind rein zufällig, was aus dem t-Test eindeutig hervorgeht.

c. Haarmuster

Für Vergleiche des Farbmusters zwischen den verschiedenen Haarkleidern eignen sich die Grannen-Wollhaare am besten. Ihre lanzettförmigen Grannen bilden den Hauptbestandteil der Felloberfläche (Abb. 1) und bewirken auch den Farbeindruck. Die Leithaare sind mit ihrem Fellanteil von ca. 1 % für den Farbeindruck unwesentlich.

Die Granne (bis zum ersten Knick, vgl. Abb. 2 und 3) hat drei verschiedene Pigmentzonen: Auf die dunkle Spitze folgt der hellere, meist gelblichrot gefärbte subapikale Ring. An ihn schließt sich das dunkel pigmentierte Endstück der Granne an. Prinzipiell zeigen Sommer- und Winterkleider jeweils dieselbe Reihenfolge der drei Bereiche Spitze, „Grannenhell" und Grannenbasis. Da die Rückenhaare beim Sommerfell lichter erscheinen als die der Win-

Tabelle 5

Haarmuster der Granne an Flankenhaaren

(Spitze, Aufhellungszone, Grannenbasis; Einheiten: 1 E = 0,24 mm)

Haarkleid	Tier Nr.		Grannenhaare				Grannen-Wollhaare			
			Spitze	Aufh.-Zone	Gr.-Basis	Gr.-Länge	Spitze	Aufh.-Zone	Gr.-Basis	Gr.-Länge
	86		17	39	38	93	11	34	12	57
	117		16	45	37	96	11	39	10	60
Jugend		M	17	42	38	95	11	37	11	59
		s	0,7	4,3	0,7	2,1	0,0	3,5	1,4	2,1
	Anteil		17 %	44 %	39 %	100 %	19 %	62 %	19 %	100 %
	3369		—	41	76	117	—	38	23	61
	3433		—	43	63	106	—	38	18	55
	3448		—	42	67	109	—	41	20	61
	3449		—	45	58	104	—	40	11	57
Winter	3478		—	36	64	100	—	34	22	56
		M		41	66	107		38	19	58
		s		3,4	6,7	6,4		2,7	4,8	2,8
	Anteil			38 %	62 %	100 %		66 %	34 %	100 %
	75		21	34	37	92	13	34	13	60
Sommer	3901		20	36	54	110	14	36	15	64
Zw. H.	3900		—	47	47	94	—	42	13	55
		M	21	39	46	99	14	37	14	60
		s	0,7	7,0	8,5	9,9	0,7	4,2	1,2	4,5
	Anteil		21 %	35 %	44 %	100 %	21 %	58 %	21 %	100 %
t-Test	Jugend/Sommer	t =	5,6569*	0,5285	1,3325	0,5601	5,0000*	0,2302	2,3477	0,3293
	Sommer/Winter	t =				1,5140				0,6558

* = signifikant bei $p < 0,05$

Tabelle 6

Prozentuale Pigmentverteilung in der Granne

(Das Verhältnis: Spitze/Aufhellungszone/Grannenbasis)

Haarkleid	Grannenhaar		Grannen-Wollhaar	
	Rücken	Flanke	Rücken	Flanke
Jugend	20:40:40	20:40:40	30:50:20	20:60:20
Winter	20:10:70	—:40:60	40:30:30	—:60:40
Sommer	20:40:40	20:40:40	30:50:20	20:60:20

tertiere, könnte der Anteil der Aufhellungszone in den Rückenhaaren der Sommerfelle größer sein (Tab. 4).

Besonders wichtig dürfte ein Sommer-Winter-Vergleich am Haarmuster von Flankenhaaren sein, um die Ursachen der weißen Winter-Seitenstreifen zu ergründen. Auch hierzu haben wir die unterschiedlich pigmentierten Bereiche der Granne ausgemessen (Tab. 5).

Die Relation zwischen den prozentualen Längenanteilen der dunklen Spitze, der Aufhellungszone und der schwarzen Grannenbasis zur Gesamtlänge der Granne (bis zum 1. Knick) gibt Aufschluß über die Musterverschiebungen zwischen Jugend-, Sommer- und Winterfellen (Tab. 4 und 5).

Den besten Überblick über Veränderungen und Analogien im Haarmuster erhält man nach der schematischen Rundung der einzelnen Prozentzahlen. Wir haben die prozentualen Anteile aus den Tab. 4 und 5 statistisch analysiert und in der folgenden Tab. 6 gleiche Rundungszahlen eingesetzt, wenn kein signifikanter Unterschied zwischen den Werten bestand (t-Tests siehe Tab. 4 und 5):

Die Granne bei den Rückenhaaren besitzt für beide Haartypen die gleiche prozentuale Verteilung der drei Farbzonen im Jugend- und Sommerkleid. Im dunkleren Winterfell ist erwartungsgemäß der Anteil der Aufhellungszone wesentlich kleiner und führt bei den Grannenhaaren zu einer starken Ausdehnung der dunkel pigmentierten Grannenbasis. Bei den Grannen-Wollhaaren nehmen die Anteile von Spitze und Grannenbasis gegenüber dem Jugend- bzw. Sommerfell zu.

Auch bei beiden Typen der Flankenhaare gibt es keine Unterschiede in der prozentualen Verteilung des Haarmusters zwischen Jugend- und adultem Sommerfell. Die hellen Seitenstreifen des Winterkleides entstehen durch eine Verlagerung der Aufhellungszone in den gebänderten Haaren an die Haarspitze. Die Aufhellungszone ist also bei gleichbleibendem Anteil an die Haarspitze gerückt. Die dunkle Spitze fällt weg, ihr Anteil an der Granne kommt zur Grannenbasis hinzu, so daß das übliche Schwarz-Weiß-Schwarz-Muster im Flankenstreifen des Winterfells durch ein Weiß-Schwarz-Muster ersetzt wird.

Das ♀ 3900 mit der sommerlichen Zwischenhärung weicht in der Flankenpigmentierung deutlich von den anderen adulten Sommertieren ab. Es zeigt die an die Haarspitze vorgeschobene Aufhellungszone, jedoch ohne eine Verbreiterung der dunklen Grannenbasis.

Diskussion

Die auffällige Veränderung im Winterfell der Waldspitzmäuse durch die hellen Flankenstreifen war Anlaß eines morphologischen Vergleichs der verschiedenen Haar-

Tabelle 7

Prozentuale Haarlängen

Haarkleid	Rückenmitte				Flanke			
	Leithaar	Grannenhaar	Grannen-Wollhaar	Wollhaar	Leithaar	Grannenhaar	Grannen-Wollhaar	Wollhaar
Jugend	100 %	100 %	100 %	100 %	—	100 %	100 %	100 %
Winter	134,0 %	160,4 %	154,4 %	163,8 %	—	152,7 %	149,6 %	148,6 %
Sommer	89,1 %	97,2 %	98,0 %	95,7 %	—	97,9 %	98,5 %	96,0 %

kleider (insbes. der Jugend-, adulten Winter- und adulten Sommerfelle). Dabei erklärten sich nicht nur die Färbungsunterschiede an den Flanken durch eine Verschiebung der konstant breiten Binde an die Haarspitze, sondern es zeigten sich auch markante Haardicken- und Haarlängendifferenzen zwischen den drei Felltypen.

Das Jugendhaar ist sehr viel dünner als die nachfolgenden Haare adulter Tiere, in den morphologischen Einzelheiten (Knickzahl und Pigmentverteilung) entspricht es aber vollkommen dem adulten Sommerhaar (Tab. 6). Das Phänomen des dünneren Jugendhaares fand sich auch an Hauskaninchen (Bieber et al. 1970; Schwanitz 1938).

Die Haare des Winterfelles sind dagegen viel länger als die Haare vom Jugend- oder Sommerfell. Mehrere Untersuchungen, speziell an kleineren und größeren Säugern Kanadas (Scholander et al. 1950; Morrison und Tietz 1957; Hart 1956), berichten von dickeren Winterfellen als Ergebnis der Kälteadaption. Besonders für größere Säuger konnte ein dickerer Winterpelz und damit ein besserer Kälteschutz festgestellt werden (z. B. bei Eisbär, Wolf, Vielfraß in: Hart 1956). Bei kleineren Säugern (z. B. Lemminge, Wiesel in: Scholander 1950) gelang dieser Nachweis nicht, hier werden andere Möglichkeiten der Kälteanpassung angeführt, z. B. Nestbau, größere Wärmeproduktion im Winter, eine Fett-Isolierschicht (Barnett 1959). Die Messungen der Haar- bzw. Pelzdicke erfolgte bei den genannten Arbeiten ziemlich willkürlich: Man führte eine stumpfe Nadel durch den Pelz bis auf die Haut, markierte mit dem Daumen die Pelzhöhe und maß an der Nadel die Felldicke in mm ab (Scholander 1950).

In der vorliegenden Arbeit betrug der Längenzuwachs bei allen Haaren des Winterfells (sowohl bei allen gemessenen Haartypen, als auch an beiden Entnahmestellen) etwa 50 % gegenüber der Jugendhaarlänge (Tab. 7). Die adulten Sommerhaare scheinen etwas kürzer auszufallen als die Jugendhaare, die Unterschiede sind jedoch (bis auf die Leithaare der Rückenmitte) nicht signifikant (Tab. 1 und 2).

Zusammenfassung

Wir haben die Haarkleider von 12 Waldspitzmäusen verglichen, die zu verschiedenen Jahreszeiten und in unterschiedlichem Lebensalter gefangen worden waren. Die Tiere besaßen entweder ihr erster Haarkleid (Ju-

gendkleid), ihr zweites Haarkleid (Winterfell) oder ihr drittes Haarkleid (adultes Sommerfell). Ein Exemplar hatte bereits das 4. oder 5. Haarkleid der letzten sommerlichen Zwischenhärung.

Jedes Fell setzt sich aus vier Haartypen zusammen:

1. Leithaar (gerade gestreckt ohne Knick),
2. Grannenhaar (drei Knicke im Jugend- und Sommerfell, im Winterfell vier Knicke; mit Aufhellungszone),
3. Grannen-Wollhaar (vier Knicke im Jugend- und Sommerfell, fünf Knicke im Winterfell; mit Aufhellungszone),
4. Wollhaar (mehrfach geknickt ohne Aufhellungszone).

Grannenhaare, Grannen-Wollhaare und Wollhaare besitzen im Winter je einen Knick mehr als im Jugend- bzw. Sommerfell.

Die Haarlängen (von Leithaaren, Grannenhaaren und Grannen-Wollhaaren) sind im Winterfell signifikant länger als bei den anderen Haarkleidern.

Die Haardicken der Jungtiere sind geringer als die der adulten Waldspitzmäuse. Alle Grannenhaare sind dicker als die Grannen-Wollhaare des entsprechenden Haarkleides.

Das Haarmuster der Granne (bis zum 1. Knick) hat in den Grannenhaaren auf dem Rücken und an der Flanke für das Jugend- und das adulte Sommerfell dieselbe prozentuale Verteilung von Spitze : Aufhellungszone : Grannenbasis = 20 : 40 : 40. Im Rücken-Winterfell haben die Grannenhaare die Verteilung = 20 : 10 : 70, an der Flanke (dadurch der weiße Flankenstreifen) = — : 40 : 60.

Bei den Grannen-Wollhaaren gleicht sich die Verteilung von Jugend- und adultem Sommerfell am Rücken = 30 : 50 : 20; an der Flanke = 20 : 60 : 20. Für das Winterfell lautet die Verteilung am Rücken = 40 : 30 : 30, an der Flanke (wieder den weißen Flankenstreifen bedingend) = — : 60 : 40.

Summary

Studies on the changing hair-coats of Sorex araneus

We compared the coats of the twelve *Sorices aranei* which were caught at different seasons when they were differently advanced in age. The animals either possessed their first coat (juvenile coat), or their second coat (winter coat), or their third one (adult summer coat). One of the animals had already grown its fourth or fifth coat of the last hairshedding in summer.

Each coat consists of four types of hair:

1. lead hair (extending straightly, no bend).
2. awl hair (in the juvenile coat and in the summer coat three, in the winter coat four bends with an elucidating zone).
3. auchene hair (in the juvenile coat and in the summer coat four, in the winter coat five bends with an elucidating zone).
4. zigzag hair (several bends, no elucidating zone).

The lengths of the hair of type 1 to 3 in the winter coat significantly exceed those of the other coats. The thickness of the hair of the young animals is inferior to those of the adult ones. Without exception, the awl hairs of a coat are thicker than its auchene hairs.

The pattern of the awl (up to the first bend) exhibits in the awl hairs on the back as well as on the flank for the juvenile coat and for the adult summer coat the same percental distribution of the hair tip: elucidating zone : basis = 20 : 40 : 40. In the winter coat on the back the awl hairs show the distribution = 20 : 10 : 70; on the flank (from which fact the white stripes on the flanks result) = — : 40 : 60.

With the auchene hairs we find a corresponding distribution of juvenile coat and adult sommer coat: on the back = 30 : 50 : 20; on the flank = 20 : 60 : 20. For the winter coat the distribution is the following : on the back = 40 : 30 : 30; on the flank (again producing the white stripes on the flank) = — : 60 : 40.

Literatur

Barnett, S. A. (1959): The skin and hair of mice living at a low environmental temperature. Quart. J. Exp. Physiol. **44**, 35—42.

Becker, K. (1952): Haarwechselstudien an Wanderratten *(Rattus norvegicus* Erxl.) Biol. Zentralbl. **71**, 626—640.

Bieber, H.; Lubnow G.; Klippel, V. (1970): Vergleich natürlicher und induzierter Haargenerationen am Farbmuster wildfarbener Hauskaninchen. Z. Naturforsch. **25b.** 1287—1293.

Cleffmann, G. (1953): Untersuchungen über die Fellzeichnung des Wildkaninchens. Z. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre **85**, 137—162.
Hart, J. S. (1956): Seasonal changes in insulation of the fur. Canad. J. Zool. **34**, 53—57.
Lubnow, E.; Bieber, H.; Seidel, S. (1969): Die Veränderungen des Haarfarbmusters wildfarbiger Hauskaninchen vom juvenilen bis zum adulten Haarkleid. Bonn. Zool. Beitr. **20**, 22—29.
Morrison, P. R.; Tietz, W. J. (1957): Cooling and thermal conductivity in three small alaskan mammals. J. Mammal. **38**, 78—86.
Scholander, P. F.; Walters, V.; Hock, R.; Irving, L. (1950): Body insulation of some arctic and tropical mammals and birds. Biol. Bull. **99**, 225—236.
Schwanitz, J. (1938): Untersuchungen zur Morphologie und Physiologie des Haarwechsels beim Hauskaninchen. Z. Morph. Ökol. Tiere **33**, 496—526.
Stein, G. W. (1954): Materialien zum Haarwechsel deutscher Insectivoren. Mittlg. Zool. Museum Berlin **30**, 12—34.
Toldt, K. (1935): Aufbau und natürliche Färbung des Haarkleides der Wildsäugetiere. Leipzig: Deutsche Ges. f. Kleintier- u. Pelztierzucht.
Zaloudek, D. (1974): Analyse der Fellfärbung bei der Labor-Hausmaus *Mus musculus* familiaris. Säugetierkundl. Mittlg. **22**, 41—61.

Anschrift der Verfasserin: Dr. Heidi Bieber, D-2000 Hamburg 70, Kuehnstraße 149

Sexualzyklus, Vaginal-pH und Geschlechtsverhältnis der Nachkommen beim Waldlemming, *Myopus schisticolor* (Lilljeborg)

Von F. Frank

Biologische Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft

Eingang des Ms. 23. 11. 1973

Einleitung

Die Frage des Einflusses der Wasserstoffionen-Konzentration in der Vagina des Säugerweibchens auf das Geschlechtsverhältnis der Nachkommen ist wiederholt Gegenstand der Diskussion gewesen, unter anderem auch in bezug auf den Menschen. Es lag daher nahe, sie bei einer Art wieder aufzugreifen, die neuerdings wegen ihres extrem vom Normalen abweichenden Geschlechtsverhältnisses Aufmerksamkeit erregt hat. Es handelt sich um den in der palaearktischen Taiga verbreiteten Waldlemming, der nach neueren Befunden (Kalela et al. 1964; Frank 1966; Kalela und Oksala 1966) ein natales Geschlechtsverhältnis von 1:3 bis 1:4 aufweist (Zusammenstellung in Tab. 1) und damit nicht nur unter seinen nächsten Verwandten, den Lemmingen und Wühlmäusen, sondern unter den Säugetieren überhaupt eine Ausnahmestellung einnimmt (Skarén 1964).

Die genannten Autoren konnten unabhängig voneinander nachweisen, daß das Geschlecht der Neugeborenen bei dieser Art ausschließlich vom Muttertier abhängt, während das Vatertier keinen Einfluß darauf hat. Übereinstimmend zeigte sich ferner, daß das Geschlechtsverhältnis der Nachkommen bei den einzelnen Muttertieren sehr unterschiedlich ist und einen Weibchenanteil von 33—100 % aufweisen kann. Kalela und Oksala konstatierten darüber hinaus die Existenz von zwei Muttertiertypen,

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 269—276
© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Tabelle 1

Myopus chisticolor (Lilljeborg) — **Geschlechtsverhältnis in Freilandfängen und Zuchten**
(Sex ratio in nature and laboratory)

	n	♂	♀	♀ in %
Freilandfänge[1] (Catches in nature[1])	633[3]	178	455	71,87
Zucht Helsinki[2] (Laboratory stock Helsinki[2])	1073	266	807	75,20
Zucht des Autors (Laboratory stock of the author)	1643[4]	329	1314	79,97

[1] Zusammengestellt aus Kalela (1964), Nowikow (1941), Schilowa, Simkin (1958), Skarén (1964), Teplowa (1952), und Autor (unveröffentlicht). — [2] Nach Kalela, Oksala (1966). — [3] Ohne 9 fragliche Exemplare. — [4] Ohne 5 fragliche Exemplare.
[1] Compiled from Kalela (1964), Nowikow (1941), Schilowa, Simkin (1958), Skarén (1964), Teplowa (1952), and author (unpublished). — [2] After Kalela, Oksala (1966). — [3] without nine questionable specimen. — [4] without five questionable specimen.

von denen der eine wie üblich männliche und weibliche Junge in unterschiedlichem Verhältnis zur Welt bringt, während der andere ausschließlich weibliche Jungtiere gebiert. Die von Matthey (1957, 1965 an meinen Zuchttieren wiederholt) und Oksala durchgeführten zytogenetischen Untersuchungen ergaben einen normalen Karyotyp, der nach Meinung der Untersucher eine chromosomale Erklärung des abnormen Geschlechtsverhältnisses ausschließt. Eine genetische Hypothese von Kalela und Oksala (1966), die zwei Letalfaktoren und mehrere Modifikatoren annimmt, harrt noch der Prüfung.

Material und Methode

Die vorliegende Untersuchung wurde an 32 *Myopus*-Weibchen durchgeführt, die in Gefangenschaft gezüchtet waren. Dabei wurde die von Lipkow (1958) beschriebene Methode zur Ermittlung des Scheiden-pH mit Hilfe von Merck-Spezial-Indikatorpapier durch Entwicklung einer leichter in die Vagina einführbaren „Indikator-Nadel" abgewandelt (Frank 1967). Die Papiermethode ist sicher gröber als etwa die Verwendung von Einstabelektroden, aber einfacher und unproblematischer und für die ohnehin notwendige Klassifizierung und statistische Auswertung der Ergebnisse hinreichend genau. Die pH-Messungen erfolgten täglich. Insgesamt wurden über tausend Einzelmessungen durchgeführt.

Zur Fortpflanzung in Gefangenschaft

Der Waldlemming hat eine festumrissene Fortpflanzungsperiode, die im natürlichen Verbreitungsgebiet von Mai bis September dauert (Skarén 1964). Auch die von schwedischen Wildfängen abstammenden Zuchttiere setzten ihre letzten Würfe im August und September, begannen mit der Vermehrung aber schon im März oder April, wenn im Verbreitungsgebiet größtenteils noch Dauerschnee liegt. Einzelne Weibchen setzten von November/Dezember an auch Winterwürfe, die nach Mysterud (1968) auch in der Natur vorkommen. Die bis Juni geborenen Jungweibchen wurden durchweg noch im Geburtssommer geschlechtsreif (frühestens im Alter von 3 Wochen),

die im Juli geborenen nur noch vereinzelt. Der postpartum-Oestrus ist wie bei allen Microtiden die Regel. Er unterbleibt meist nur in Zeiten verminderter Reproduktions-Bereitschaft, also am Ende der Fortpflanzungsperiode sowie im Winter.

Sexualzyklus und Zustand der Vagina

Wie bei den meisten Myomorpha manifestiert sich die sexuelle Aktivität des adulten Weibchens und die eingetretene Geschlechtsreife des juvenilen Weibchens äußerlich durch die Öffnung der Vagina. Diese kündigt sich meist schon einige Tage vorher durch eine verstärkte Schorfbildung (Abstoßung von Hornhaut-Partikeln) an. Eine wulstförmige Anschwellung des Vagina-Randes während des Oestrus ist dagegen nicht immer feststellbar. Gelangt das Weibchen während des ersten Oestrus nicht zur Copula, kann sich die Vagina bis zum Eintritt des folgenden Oestrus wieder schließen. Unmittelbar nach der Copula bildet sich so gut wie immer ein sehr markanter und fester Vaginal-Pfropf („plug"), der sich meistens innerhalb von 24 Stunden wieder zersetzt, manchmal aber bis zu drei Tage lang erkennbar bleiben kann. Dieser Pfropf wird allein aus dem männlichen Ejakulat gebildet und erhält durch die Vagina lediglich seine charakteristische kegelförmige Gestalt. Dies wurde in einigen Fällen deutlich, in denen das Ejakulat wegen spontaner Abwehrbewegungen des Weibchens nicht in die Vagina gelangte, sondern im Schenkelfell abgesetzt wurde und auch dort erstarrte.

Nach der Auflösung des Pfropfes schließt sich die Vagina in der Regel wieder und zwar in 88 % der registrierten Fälle zwischen dem 2. und 5. Tag nach der Copula (vgl. Tab. 2a). Nach 7 von 89 Copulae (davon 5 mit ausgetragenem Wurf) unterblieb der Vagina-Schluß jedoch, wie es bei anderen Muriden üblich ist, so den *Microtus*-Arten und nach LIPKOW's Darstellung offensichtlich auch bei *Mus musculus*. Von den registrierten 89 Copulae führten 30 (= 33,7 %) nicht zur Geburt eines Wurfes. In einigen Fällen handelte es sich um einen erkennbaren Abbruch der Schwangerschaft mit Resorption der Foeten. In den anderen Fällen blieb offen, ob die Keime in einem sehr frühen Stadium abstarben oder ob überhaupt keine Befruchtung eingetreten war.

Die eingetretene Schwangerschaft ist am Leibesumfang und am Körpergewicht frühestens nach der ersten Hälfte der im Mittel 24 Tage dauernden Tragzeit zu erkennen. Frühere und sicherere Indizien liefert der Zustand der Vagina. Diese öffnet sich nach dem ersten Drittel der Tragzeit wieder und zwar in 66 % der registrierten Fälle bis zur Hälfte der Tragzeit, also zwischen dem 8. und 12. Tag nach der Copula (Tab. 2b). Zu dieser Zeit ist in der Vagina meist zähflüssiges Schleimsekret feststellbar (Tab. 2c) und wenig später (meist zwischen dem 12. und 16. Tag nach der Copula beginnend) auch Blutsekret (Tab. 2d). Dieses tritt jedoch nicht nennenswert aus, sondern bewirkt nur eine meistens von außen erkennbare Dunkelfärbung der Vagina. Stärkerer und mehrere Tage andauernder Ausfluß von schleimigem bzw. eitrigem Blut ist dagegen ein sicheres Anzeichen für die Resorption abgestorbener Foeten, die sich dann auch in Gewichtsstagnation und -reduktion des Weibchens manifestiert.

Die zweifellos aus dem Uterus stammende Schleim- und Blutsekretion hört normalerweise im letzten Drittel der Tragzeit auf. An ihre Stelle tritt nun — überwiegend zwischen dem 18. und 21. Tag nach der Copula bzw. zwischen dem 6. und 3. Tag vor der Geburt beginnend — ein wässerig-klares Sekret, das auch etwas austritt und eine feuchtglänzende (aber nicht schleimige!) Umränderung der Vagina-Öffnung bewirkt. Diese ist besonders in jenen Fällen, in denen das Datum der Copula unbekannt bleibt, ein sicheres Zeichen für die in den nächsten Tagen bevorstehende Geburt.

Tabelle 2

M. schisticolor (Lilljeborg) — Zustand der Vagina während der Tragzeit

(Die Zahlen besagen, in wie vielen Fällen der betreffende Status an dem betreffenden Tag erreicht wird)
(Condition of the vagina in the course of pregnancy. The numbers show in how many cases the state in question has been reached on the day in question)

	Zustand der Vagina (Condition of the vagina)	n		Tag nach der Copula (Day after copula) 1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10	11.	12.	13.	14.	15.	16.	17.	18.	19.	20.	21.	22.	23.	24.
a	geschlossen (closed)	89[1]	Copula (Conception)	2	11	29	26	10	2	1	1																Geburt des Wurfes (birth of the litter)
				88 % (1.–5.)																							
b	wieder geöffnet (reopened)	56									3	7	6	7	14	4	3	4	3	4	1						
											66 % (8.–12.)																
c	schleimige Sekretion (mucous secretion)	34									3	2	1	7	3	5	4	1	2	2							
											85 % (8.–14.)																
d	blutige Sekretion (bloody secretion)	41										1		1	4	6	11	7	5	3	1	2					
															80 % (12.–16.)												
e	wässerige Sekretion (humourous secretion)	53																	2	5	8	13	13	10	1	1	
																					83 % (18.–21.)					
	Tag vor der Geburt (day before birth)																		8.	7.	6.	5.	4.	3.	2.	1.	

[1] Davon 7 ohne Schließung (7 of these without closing).

Der Vaginal-pH

Die im folgenden gegebenen pH-Werte entsprechen der Skala des benutzten Indikatorpapiers (Merck). Zwischenwerte wurden nicht ermittelt. Es ergab sich prinzipielle Übereinstimmung zwischen den an *Myopus*-Weibchen gewonnenen Werten und den von Lipkow (1958) für *Mus musculus*-Weibchen angegebenen und im folgenden in Klammern gesetzten Werten, wobei *Myopus* allerdings sowohl niedrigere wie höhere Extremwerte erreicht. Im Dioestrus liegt der Scheiden-pH zwischen 7,0 und 7,5 (7,4), sinkt dann im Prooestrus und Oestrus auf 6,4 bis 6,7 (6,9) und steigt im Metoestrus 1 auf 7,7 bis 9,0, wobei der bei weitem am häufigsten gemessene Wert 8,0 war (7,9). Der nach Lipkow durch „starke Schwankungen der Wasserstoffionenkonzentration" gekennzeichnete Metoestrus 2 konnte mit der angewandten Methode nicht ermittelt werden, ebenso nicht die Dauer der einzelnen Oestrus-Phasen. Prooestrus, Oestrus und Metoestrus dauern wie bei der Hausmaus zusammen etwa drei Tage.

Ein Sexualzyklus mit ungefähr konstanter Phasenlänge, wie er in der Literatur für verschiedene Nagerarten angegeben wird, war bei den *Myopus*-Weibchen nicht mit hinreichender Sicherheit zu erkennen, und zwar weder beim Individuum noch in der Population. Wenn man die Hochwerte der Wasserstoffionen-Konzentration im Metoestrus zugrundelegt, folgten diese einander in Abständen von 3—11 Tagen, wobei sich allerdings gewisse Häufungen abzeichneten (62 % zwischen 3 und 5 Tagen, 27 % zwischen 7 und 9 Tagen). Eine gewisse Komplikation ergibt sich daraus, daß der eigentliche Oestrus (soweit er nicht als postpartum-Oestrus an die Geburt gebunden ist) offensichtlich jederzeit und ohne Rücksicht auf einen möglicherweise vorhandenen basalen Rhythmus spontan auslösbar ist und zwar durch das Inerscheinungtreten eines brünstigen Männchens, das meistens innerhalb von 24 Stunden zur Copula gelangt. Dieser exogenen Beeinflußbarkeit bzw. Steuerung des weiblichen Sexualzyklus durch Stimulation ist bisher wenig Beachtung geschenkt worden. Da sie dort, wo die Geschlechter nicht ständig zusammenleben, sondern sich nur zur Paarung treffen, nicht nur sinnvoll, sondern biologisch notwendig ist, dürfte sie bei *Myopus* und den übrigen Microtiden auch unter natürlichen Bedingungen eine große Rolle spielen.

Vaginal-pH und Copula

Wie bei der Hausmaus (Lipkow 1958) wird das Männchen vorwiegend dann zur Copula zugelassen, wenn der Vaginal-pH (überwiegend im Metoestrus) seinen Hochwert erreicht hat. Dies wurde ermittelt, indem die getrennt gehaltenen Männchen un-

Tabelle 3

M. schisticolor **(Lilljeborg) — Scheiden-pH und Copula (n = 109)**

(pH of vaginal fluid and copula) (n = 109)

Zahl der Copulae (Number of copulae)	Scheiden-pH (pH of vaginal fluid)										
	6,4	6,7	7,0	7,2	7,5	7,7	8,0	8,2	8,5	8,8	9,0
absolut (absolute)	—	—	—	3	18	33	48	3	1	2	1
in %	—	—	—	2,8	16,5	30,2	44,0	6,4			

mittelbar nach der täglichen pH-Messung zu den Weibchen gegeben und auch dann, wenn keine Copula erfolgte, nach 30 Minuten wieder von diesen getrennt wurden. In Tab. 3 sind die 109 registrierten Copulae den unmittelbar zuvor gewonnenen pH-Werten zugeordnet. Dabei ergibt sich ein eindeutiger, statistisch hochsignifikanter Zusammenhang zwischen dem pH-Wert und der Zahl der Copulae, die im Bereich von 7,2—8,0 linear ansteigt.

Lipkow's Methode, den Erfolg der Copula mit Hilfe des Vagina-pH festzustellen (bei eingetretener Befruchtung ein gegenüber dem Dioestrus leicht erhöhtes Mittel von 7,6), ließ sich bei *Myopus* nicht anwenden, weil die zwischen dem 2. und 5. Tag nach der Copula erfolgte Schließung der Vagina Messungen unmöglich macht. Nach der Wiederöffnung der Vagina schwankt der Scheiden-pH beim trächtigen Weibchen zwischen 7,0 und 7,5 (seltener 7,7), was genau dem Dioestrus-Niveau entspricht.

Vaginal-pH und Geschlechtsverhältnis der Nachkommen

Von den 32 untersuchten *Myopus*-Weibchen brachten 29 zusammen 75 Würfe mit 273 Jungen, von denen 82,4 % Weibchen waren. Wie in der Gesamtzucht schwankte der Weibchenanteil in der Nachkommenschaft der einzelnen Muttertiere zwischen 33,3 % und 100 %. Zwischen den unmittelbar vor der Copula gemessenen Scheiden-pH-Werten dieser Weibchen (n = 75) fanden sich jedoch keine entsprechenden Unterschiede. Wenn man diejenigen Weibchen, die ausschließlich weibliche Junge zur Welt brachten (n = 13), mit Kalela und Oksala (1966) als gesonderte Gruppe behandelt und denjenigen Muttertieren gegenüberstellt, die auch männliche Junge hatten (n = 16), ergeben sich für diese beiden Gruppen durchschnittliche Scheiden-pH-Werte von 7,92 und 7,85, die statistisch homogen sind. Übereinstimmend zeigte sich, daß Würfe mit hohem Männchenanteil ebenso wie Würfe, die ausschließlich Weibchen enthalten, sowohl bei hohem (8,0 und höher) als auch bei niedrigerem (7,5—7,7) Scheiden-pH konzipiert sein können.

Für die Endauswertung standen 56 Würfe mit 202 Jungen zur Verfügung, deren Konzeption gemessenen Scheiden-pH-Werten zugeordnet werden konnte (Tab. 4). Das bei den verschiedenen pH-Werten erhaltene und im Prozentsatz der Weibchen ausgedrückte Geschlechtsverhältnis der Nachkommen schwankt zwischen 75,9 % und 86,7 % (m = 78,4 %). Ganz abgesehen davon, daß diese Schwankung in gar keinem Verhältnis zu jener steht, die in der Nachkommenschaft der einzelnen Muttertiere ermittelt wurde (33,3 % bis 100 %), zeigen die vorliegenden Werte keine regelhafte Anordnung, sondern erweisen sich als rein zufallsbedingt und statistisch homo-

Tabelle 4

M. schisticolor **(Lilljeborg) — Scheiden-pH des Muttertieres und Geschlechtsverhältnis der Nachkommen**

(pH of the maternal vaginal fluid and sex ratio in the young)

Junge (young)	Copula bei Scheiden-pH von (copula at pH of)						total
	7,5	7,7	8,0	8,2	8,5	8,8	
n	28	58	101	3	3	9	202
♂	5	14	21	1	—	1	42
♀	23	44	80	2	3	8	160
♀ in %	82,2	75,9	79,2		86,7		78,4

gen, da nicht einmal der Unterschied zwischen den genannten Extrem-Werten signifikant ist.

Wenn das verfügbare Material auch nicht übermäßig groß ist, dürften die mehrfach abgesicherten und übereinstimmenden Befunde doch den eindeutigen Schluß zulassen, daß auch bei dem in dieser Beziehung besonders interessanten Waldlemming kein Zusammenhang zwischen dem Geschlechtsverhältnis der Nachkommen und dem Scheiden-pH des Muttertieres besteht.

Zusammenfassung

An 32 *Myopus*-Weibchen wurde kein Zusammenhang zwischen dem ungewöhnlichen 1:3 bis 1:4 Geschlechtsverhältnis dieser Art und der Wasserstoffionen-Konzentration in der Vagina des Muttertieres gefunden. Der Scheiden-pH liegt im Dioestrus bei 7,0—7,5, sinkt im Prooestrus auf 6,4—6,7 und steigt im Metoestrus auf 7,7—9,0. Die Copula findet durchweg während des pH-Maximums statt. Die danach an der Vagina konstatierbaren Veränderungen wurden hinsichtlich ihrer Brauchbarkeit als Trächtigkeits-Anzeiger beschrieben. Ein basaler Sexualzyklus mit annähernd konstanter Phasenlänge zeichnete sich allenfalls schwach ab. Biologisch wesentlicher ist offensichtlich, daß der Oestrus bei bestehender Fortpflanzungsbereitschaft jederzeit spontan durch die von einem brünstigen Männchen ausgehende Stimulation ausgelöst werden kann.

Summary

Sexual cycle, pH of vaginal fluid, and sex ratio in the palaearctic woodlemming, Myopus schisticolor (Lilljeborg)

It has been investigated on a material of 32 females if a causal connection exists between the extraordinary 1:3—1:4 sex ratio in the palaearctic woodlemming (Tab. 1) and the hydrogen ion concentration in the vaginal fluid. The latter ranges from pH 7.0—7.5 in diestrus, descends to 6.4—6.7 in proestrus and estrus, and ascends to 7.7—9.0 in metestrus. A cycle of a certain phase length appeared in outlines at best. It is obviously of more biological importance that the estrus can be stimulated by the appearence of an adult male at any time. Mating happens mostly during the maximum pH (Tab. 3). Normally, the vagina closes between the second and fifth day after conception and reopens between the eighth and twelfth day, soon after which it contains mucous and bloody secretions at diestrus-like pH values (Tab. 2).

As it is typical in this species the sex ratio in the young of the individual females ranged from 2:1 to 0:X (i. e. female descendants only). But there were no similar differences in the pH values of the maternal vaginal fluid. Correspondingly, litters containing a high portion of males as well as litters containing females only hat been conceived at high pH values as well as at lower ones. When the young of the investigated females were grouped according to the different pH values at which they had been conceived, no signifcant differences in the sex ratio of these groups resulted (Tab. 4). These corresponding results admit the conclusion that the exceptional sex ratio in *Myopus* has no connection with the hydrogen ion concentration in the maternal vaginal fluid.

Literatur

Frank, F. (1966): Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses in der Wühlmaus-Gruppe (Microtidae). Naturwissenschaften **53**, 90.

— (1967): Eine einfache Methode zur Ermittlung des Scheiden-pH von Kleinsäugetieren. Z. Säugetierkunde **32**, 187—188.

Kalela, O., et. al. (1964): Beiträge zur Biologie des Waldlemmings. Arch. soc. 'Vanamo' **18**, Suppl., 1—90.

Kalela, O.; Oksala, T. (1966): Sex ratio in the woodlemming, *Myopus schisticolor* (Lilljeb.), in nature and in captivity. An. Univ. Turkuensis, Ser. A II, **37**, 1—24.

Lipkow, J. (1958): Der Sexualzyklus und die Wasserstoffionen-Konzentration in der Scheide der weißen Maus (*Mus musculus* L.). Z. vergl. Physiol. **40**, 593—609.

Mysterud, I (1968): A third case of winter breeding in the woodlemming *(Myopus schisticolor* Lilljeb.). Nytt. Mag. Zool. **16**, 24.

Nowikow, G. A. (1941): Zur Ökologie des Waldlemmings (*Myopus schisticolor* Lilljeb.) auf der Kola-Halbinsel. Zoologičeskii žurnal **20**, 626—631 (Russ.)

Schilowa, S. A.; Simkin, G. N. (1958): Zur Biologie des Waldlemmings (*Myopus schisticolor* Lill.) in den Herden der Zecken-Enzephalitis des Perm-Distriktes. Naučnye Doklady Vysšej školy Biologičeskue Nauki No. **2**, 58—61 (Russ.).
Skarén, U. (1964): Zur Fortpflanzungsbiologie des Waldlemmings. Arch. soc. 'Vanamo' **18**, Suppl., 17—28.
Teplowa, E. N. (1952): Über die Wanderungen des Waldlemmings (*Myopus schisticolor vinogradovi* Sk. u. Rajew.) im Gebiet der mittleren Una. Zoologičeskii žurnal **31**, 642 bis 643 (Russ.).

Anschrift des Verfassers: Dr. F. Frank, D-33 Braunschweig, Messeweg 11—12

Biology of the rice rat *(Oryzomys palustris natator)* in a laboratory environment

VI. Differentiation of the sexes

By A. Wallace Park

Department of Dental Surgery, University of Dundee

Receipt of Ms. 22. 1. 1973

Introduction

The mean litter size of rice rats surviving to weaning in the Dundee colony was found to be 3.6 rats per litter (Park and Nowosielski-Slepowron 1972). Sex ratios within these litters, especially during the early phases when a number of young died from unknown causes or were eaten, proved difficult to assess accurately since any interference invariably stimulated tendencies of desertion or cannibalism. Since the numbers of any particular sex depend on the control exerted by a number of variables, only those young rats which survive can be usefully analysed. From the records of the colony, the males and females surviving weaning were found to be similar in number. A Chi-square test with correction for continuity showed that the sex distribution did not deviate significantly from 50:50 as P lay between 0.90 and 0.50.

The initial concept that sex ratios were under control of selection stemmed from Darwin (1871), and this was followed by a more intricate idea — normally acceptable to-day as the theory of evolution of sex-ratios (Fisher 1929). The theory was based on the point that because each sex contributes equally to the genetic composition of future generations, selection in turn, would act to equalise the expenditure of energy in producing offspring of each sex. This meant that the population sex ratio should tilt towards equality if the requirements of producing males and females were equal. Further work by Kolman (1960) showed that equal expenditure of energy in the production of males and females did not always mean that the sex ratio emerged equal. Another idea (MacArthur 1965) was that the sex ratio would result from the full extent of the product of the numbers of each sex successfully raised. Recently (Leigh 1970) it was shown that differential adult

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 276—284
© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

mortality between the sexes did not change the expected sex ratio at birth. The sum total of these approaches is that the most important factor influencing the population sex ratio should be the total amount of energy used by the parents on all young from conception to the end of parental duties.

The sex ratio of most rodents is generally quoted as being approximately 1:1, and work on an open and closed vole population (MYERS and KREBS 1971) returned a similar figure. Variation in sex ratio may have affects on population regulation and the evolutionary theory. The changes in environmental conditions being undergone by the rice rats in an laboratory environment will, in time, have considerable influence on the selection factors. As rats within the preweaning phase of development lie at one end of the scale, the sexes can be examined and differentiated by visual characteristics and the instantaneous relative growth rates of BRODY (1945) as an indication of the effect which may arise following weaning. The use of the differential growth rate as a measure is important since the rice rats examined during the preweaning phase in the present material were originally arranged in sexes of equal numbers and investigated as a 24-hour series instead of a longitudinal study with attendant survival failures and insufficient data.

Material and methods

Specimen were obtained from a 24-h series of rice rats *(Oryzomys palustris natator)* aged from birth to 21 days. Birth of the rats was arbitrarily accepted as 1.00 am., unless there were indications of a recent birth upon which adjustments were accordingly made. Other births were noted as they occurred. The number of rats used within each 24-h stage 6—8 with equal division of the sexes. Due to a low birth rate and high mortality the rats forming each stage were drawn from a number of litters.

The rats were killed by an overdose of ether and weighed immediately. Measurements of the anogenital distance were obtained after weighing before material for other studies was removed. Calculations were based on the arithmetic mean of the observed weights and anogenital distances of the male and female rats of the series.

The equation for instantaneous relative growth (BRODY 1945) is written as

$$k = \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{t_2 - t_1} \quad (1)$$

where: k = instantaneous relative growth rate; $\ln W$ — natural logarithm of weight W at time t.

Modification of the instantaneous relative growth equation to give a ratio comparison for male and female was introduced by PARK (1970) and is included below for clarification.

The equation for the male can be written as:

$$k_M = \frac{\log M_2 - \log M_1}{t_2 - t_1} \quad (2)$$

M representing the male weight.

Similarly the equation for the female follows thus:

$$k_F = \frac{\log F_2 - \log F_1}{t_2 - t_1} \quad (3)$$

F representing the female weight.

By incorporation of equations (2) and (3), the time factor is thus eliminated:

$$\frac{k_M}{k_F} = \frac{\log M_2 - \log M_1}{\log F_2 - \log F_1} \quad (4)$$

In short, k_M/k_F is based on unity so that if the result is greater, the growth rate of the male is faster, whereas if less, then the female growth rate is faster.
The equation is only valid if the time interval used is identical for both.

Observations

Within the preweaning stage of development the division of the sexes of young rats can be distinguished by means of external characters – basically those used by Jackson (1912) on the albino laboratory rat *(Rattus norvegicus).* The male rice rat is characterised from birth by a larger genital papilla and a greater distance between anus and genital papilla than the female rice rat.

The spectrum of change in the anogenital distances of male and female rice rats over the first 21 days of postnatal development is shown in Table 1 and has been arranged alongside those of the albino laboratory rat (Sprague-Dawley strain) as a measure of species difference. The anogenital distance remains the only characteristic for identification which is present throughout the full 21 days since the appearance of the eight pairs of mammary glands in the female rice rat only occurs after some 7–8 days following birth.

External measurements of young rice rats of both length and weight did not appear to produce any significant sex differences but were analysed for confirmation. Calculations of the instantaneous relative growth rat constant k, are summarised in Tables 2 and 3. The results cover the period of preweaning growth by dividing it into two separate series based on odd and even-day intervals. The first two columns of the tables are calculated from the mean weights of the males and females at each particular stage. The last two columns represent the calculations derived from the instantaneous relative growth rate ratio k_M/k_F and the letter indicating the trend. Since the tables represent two separate series, based on two-day intervals, and therefore overlap one another over the 21 day growth phase being examined, each table must be interpretated within its own format. The validity of the results are based on the particular group of selected time intervals to which it belongs i. e. odd or even-day intervals. Although trends indicated in the final columns lean towards greater female growth in the second part of the preweaning phase, it is possible that this lies well within sampling error.

Regression lines were formulated for both weight and head-body length of the rice rats (Figs. 1 and 2) and these supported the contention

Table 1

Sex Differentiation by the Anogenital Distance – Preweaning Rats

Age	Albino rats		Rice rats	
	Male	Female	Male	Female
0	2.4	1.2	2.0	0.9
1	2.6	1.4	2.3	1.1
2	2.9	1.7	2.7	1.3
3	3.2	2.1	3.0	1.6
4	3.7	2.4	3.4	1.9
5	4.3	2.6	3.9	2.0
6	4.8	2.7	4.3	2.2
7	5.2	2.9	4.7	2.6
8	5.5	3.0	4.9	2.9
9	5.9	3.3	5.3	3.0
10	6.4	3.7	5.7	3.2
11	6.9	3.9	6.0	3.6
12	7.2	4.2	6.4	3.9
13	7.6	4.5	6.9	4.0
14	7.9	4.8	7.3	4.4
15	8.2	5.0	7.8	4.9
16	8.7	5.4	8.0	5.2
17	9.2	5.9	8.4	5.4
18	9.9	6.4	8.9	5.8
19	10.5	6.9	9.3	6.0
20	11.1	7.0	9.8	6.2
21	11.6	7.3	10.1	6.4

Age in days; measurements in mm (arithmetic mean).

Table 2

Instantaneous relative growth rates of rice rats

Odd Day Intervals

Age	Male	Female	kM/kF	Trend
1	0.3168	0.2790	1.14	M
3	0.0651	0.1367	0.48	F
5	0.3387	0.2731	1.24	M
7	0.0444	0.0103	4.31	M
9	0.0246	0.0278	0.88	F
11	0.2047	0.2120	0.97	F
13	0.0733	0.1209	0.61	F
15	−0.0648	−0.1230	0.53	F
17	0.1728	0.1933	0.89	F
19	−0.0040	−0.0243	0.16	F

M = male, F = female

Table 3

Instantaneous relative growth rates of rice rats

Even Day Intervals

Age	Male	Female	kM/kF	Trend
2	0.1769	0.2551	0.69	F
4	0.3193	0.0592	5.39	M
6	−0.0991	0.1116	−0.89	F
8	0.2324	0.1915	1.21	M
10	0.1396	0.0896	1.56	M
12	−0.0747	0.0275	−2.72	M
14	−0.0027	−0.0297	0.09	F
16	0.1882	0.2886	0.65	F
18	−0.0456	−0.1583	0.29	F
20	0.1047	0.1267	0.83	F

M = male, F = female

that sex differentiation was not significant and that for purposes of analysis the data of male and female rice rats within the first 21 days of development could therefore be pooled.

Eruption of the crowns of the molar teeth through the oral mucosa of both sexes was noted. No asymmetry of eruption between the right and left sides was detected in the first and second maxillary and mandibular molars although there were some signs of instances of asymmetry occurring in the third molars. Tooth eruption, although variable, did not show any tendency towards sex differences and those which do exist cannot be regarded as of significance.

Discussion

Predictability of sex by morphological characteristics does not incur many errors once the particular characteristics have assumed a recognisable form. This approach was followed by Jackson (1912) and concerned three morphological characters; the anogenital distance in which the distance between the anus and the genital papilla was found to be greater in the male than in the female of the same age; the size of the genital papilla and, finally, the presence of mammae. A fourth characteristic was suggested in which a small area lying ventral to the anus of the male remained devoid of hair. Only the first two characteristics are applicable to all age groups.

Apart from morphological aspects, the criterion of sex difference of animals following weaning has been based on body size since the males are usually larger, heavier, and have greater bone weight and muscular development than the females. This rule, however, does have exceptions in the hamster and rabbit where the female is often larger. Zawadowsky (1931) showed that size in chickens stemmed from the genetic constitution rather than sex hormone secretion. Sex hormones do exert an important influence since if a male ferret — normally twice the size of the female — is castrated at birth, it will then grow to the size of the female. In the rice rats the sex difference marked by size and weight was found to gradually emerge after weaning until firmly established by 1 month.

Within the preweaning phase of development, the use of weight as a way of separating the sexes was used by KING (1915), and males were noted as being heavier at birth. This particular point was supported by ANGERVALL (1959) while in the same year, ACHESON, MACINTYRE and OLDHAM reported that male rats were heavier than females near the end of the preweaning period. Contradictory findings have been reported by LINDH (1961) during an investigation on the prenatal weight of rats and by SWANSON and WERF ten BOSCH (1963), the consensus of opinion favoured a lack of significant evidence of sex difference by weight. These findings have been confirmed in previous work on the albino laboratory rat (PARK 1970). HUGHS and TANNER (1970) studied the longitudinal growth of black-hooded rats

Fig. 1. Regression line analysis of the mean weights of male and female rice rats ranging from birth to 20 days and owing that no significant sexual deviation exists

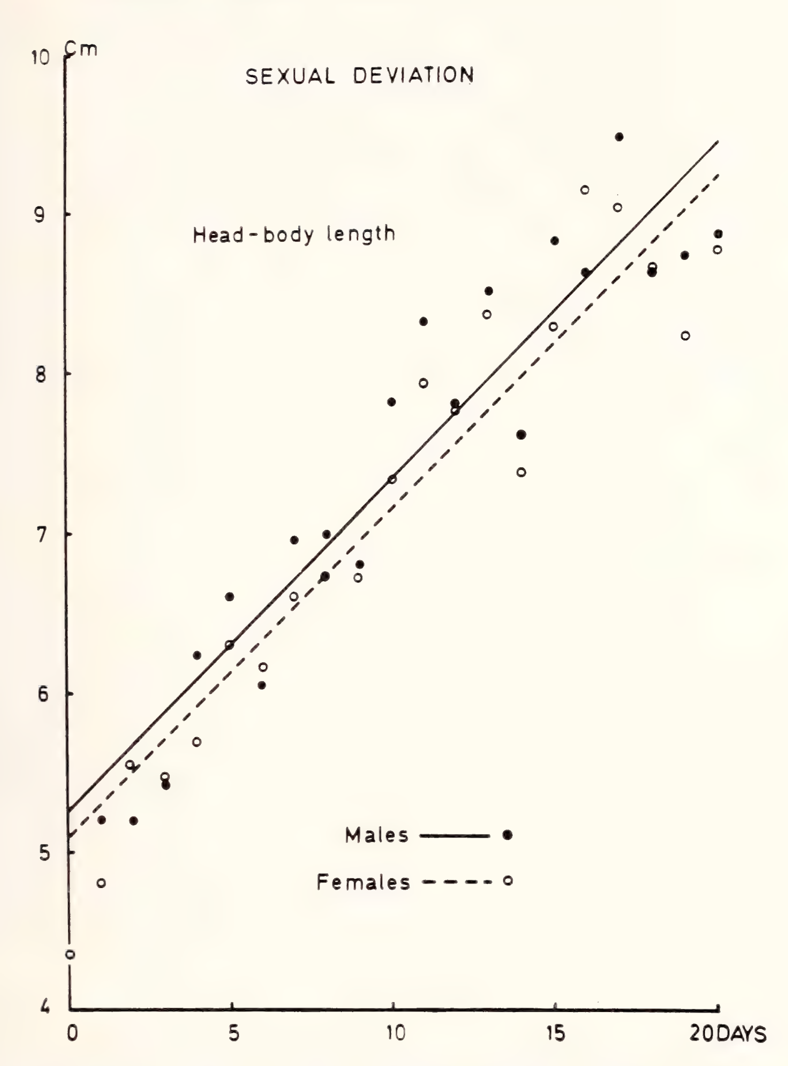


Fig. 2. Regression line analysis of mean head-body lengths of male and female rice rats ranging from birth to 20 days and showing that no significant sexual deviation exists

and although the males were marginally larger than the females, the statistical significance only emerged after weaning had occurred. Another longitudinal study — but with emphasis on molar eruption — was undertaken by König and Marthaler (1958, 1960). They examined Osborne-Mendel and Sprague-Dawley strains of albino rats and correlated growth (weight) with the sequence of molar tooth eruption in males and females. Differences due to sex were not found in the Osborne-Mendel rats for either molar eruption or growth. In the Sprague-Dawley strain, however, there were some weight differences during the later stages but no eruption differences. Swanson and Werf ten Bosch (1963) also noted that some of the males were slightly heavier than the females. Difference in weight between

the sexes of pre-weaning rats is, at the best, small in magnitude and can therefore be regarded as part of the variation existing between and within litters and which stems from the genetic endowment and the maternal environment.

Sex differentiation of the rice rats based on morphological characters has been clearly shown by the anogenital distances (Table 1) and by the emergence of the mammary glands. The external measurements (weight and length) were examined and calculations using weight — the instantaneous relative growth rate and the k ratios (Tables 1 and 2) failed to give a satisfactory difference although a slight trend towards the females appeared near the end of the preweaning phase. Finally, the regression line analysis (Figs. 1 and 2) showed that for purposes of investigation that all the males and females could be pooled during the first 21 days of postnatal development. Patterns of molar tooth eruption in the rice rat did not indicate any sex differences.

The complexity and sensitivity of the responsiveness of various species members to environmental manipulations have emerged from the work of SCHNEIRA (1959) and RHEINGOLD (1963) who investigated the relationship between certain early experiences and physiology together with the nature of maternal and infant interactions. An example of environmental manipulation is the culling of litters so that they are formed only of one sex — a practice used for studies involving castration or gonadal hormone administration.

The significance of these procedures, as related to sex, was first noted by BRAIN and GRIFFIN (1970) who, during analysis of control litters, found that the body weights taken at weaning showed that males and females in litters consisting of littermates of the same sex were heavier than males and females, respectively, in litters of equal size but of littermates of both sexes. These differences were observed to gradually level off over the next few weeks. This recovery phenomenon appears to follow the criteria outlined in the "Principle of equifinality" (BERTALANFFY 1960). This particular principle deals with the accepted biological fact that after a temporary cessation of growth, or initial differences in size, many animals reach a final size characteristic of species. Since the preliminary observation suggested a relationship between the type or amount of behavioural interactions within a litter and the sex of the members in the litter, further work was undertaken by BRAIN and GRIFFIN (1970). They formulated three types of litters; a homogeneous-male litter, a homogeneous-female litter, and finally, litters with equal numbers of males and females.

Examination of the results showed that males and females reared in litters formed only of members of the same sex were heavier than males and females, respectively, brought up in litters of equal size but containing both sexes. It is interesting to note that the differences were evident at 14 days. In general terms, it is well known from personal observation and from reports of other workers, including the recent paper by HUGHS and TANNER (1970), that there are many instances where males are fractionally larger than females at birth and thus maintain a slight advantage, although not at a significant level, throughout the course of the preweaning phase. In addition to this size (and weight) difference are strong complicating factors involving the genetic endowment and the external (maternal) environment. Basically, the rice litters varied considerably in size — rats numbering from 1 — 6 and since the number required at each age group was 6 (3 males and 3 females) the final composition of an age stage could rest on rats arising from as many as 4 different litters. Males and females often being reared singly or in groups, while others were reared of both sexes, but in uneven numbers.

Obviously, throughout the collection of rice rats for the various stages within the preweaning phase of development, the results noted by BRAIN and GRIFFIN

(1970) must have played some part in the weights of the litter members. There are, however, a number of other variables which could equally, if not more so, introduce influences having a direct bearing on the growth of the rat. The rice rat has not only the influences to contend with arising from a laboratory environment, which is equally shared by the albino laboratory rat, but also the intricate problems of adjusting its behavioural patterns from on originally open colony to that of a closed colony without the advantages of time enjoyed by the long-standing albino laboratory rat colony.

Summary

Differentiation of the sexes of the rice rat *(Oryzomys palustris natator)* during the preweaning phase of development has been investigated by means of external morphological characters, external measurements (weight and head-body length) and instantaneous relative growth rates. The anogenital distance as a method, could be applied successfully through the whole of the preweaning phase. Calculations of the instantaneous relative growth rate based on the mean weight showed no significant differences between male and female rice rats. Further analysis of the weight and head-body length by regression line construction supported the previous results that weight and length were not feasible as sex differentiating factors and that growth of the male and female rice rats did not significantly differ within the preweaning phase of development.

Zusammenfassung

Biologie der Reisratte (Oryzomys palustris natator) im Labor
VI. Die Differenzierung der Geschlechter

Die Differenzierung der Geschlechter bei der Reisratte während der Entwicklungsphase vor der Entwöhnung wurde untersucht. Dazu dienten äußere morphologische Kennzeichen, Körpermaße (Gewicht und Kopf-Rumpf-Länge) und relative Wachstumsraten der Jungtiere. Die Bestimmung des Ano-Genital-Abstandes konnte als Methode während der ganzen Zeit vor der Entwöhnung mit Erfolg angewandt werden.

Berechnungen von relativen Wachstumsraten, die auf Durchschnittsgewichten basieren, zeigten keine signifikanten Unterschiede zwischen männlichen und weiblichen Reisratten. Weiterhin bestätigten allometrische Untersuchungen der Beziehungen zwischen Körpergewicht bzw. Kopf-Rumpf-Länge und Alter der Tiere (von Geburt bis 20 Tage) die vorhergehenden Ergebnisse, daß Gewicht und Körperlänge als geschlechtsunterscheidende Merkmale nicht brauchbar sind. In der Entwicklungsphase vor der Entwöhnung ist die Größe von männlichen und weiblichen Reisratten nicht signifikant voneinander unterschieden.

References

Acheson, R. M.; Macintyre, M. N.; Oldham, E. (1959): Techniques in longitudinal studies of the skeletal development of the rat. Brit. J. Nutr. **13**, 283—292.

Angervall, L. (1959): Alloxan diabetes and pregnancy in the rat. Effects on offspring. Acta endocrin, Kbh., Suppl. **44**.

Bertalanffy, L. von (1960): Principles and theory of growth. In: Nowinski, W. W. (Ed.): Fundamental aspects of normal and malignant growth. Amsterdam: Elsevier, 1960, 1025.

Brain, C. L.; Griffin, G. A. (1970): The influence of sex of littermates on body weigth and behaviour in rat pups. Anim. Behav. **18**, 512—516.

Brody, S. (1945): Bioenergetics and growth. New York: Reinhold.

Darwin, C. R. (1871): The descent of man, and selection in relation to sex. 2 vols. London: Murray.

Fisher, R. A. (1958): The genetical theory of natural selection. 2nd revised ed. New York: Dover (Originally published in 1929).

Hughes, P. C. R.; Tanner, J. M. (1970): A longitudinal study of the growth of the black-hooded rat: methods of measurement and rates of growth for skull, limbs, pelvis, nose-rump and tail lengths. J. Anat. Lond. **106**, 349—370.

Jackson, C. M. (1912): On recognition of sex through external characters in the young rat. Biol. Bull. **23**, 171—174.

King, H. D. (1915): On the weight of the albino rat at birth and the factors that influence it. Anat. Rec. **9**, 213—231.
Kolman, W. A. (1960): The mechanism of natural selection for the sex ratio. Amer. Natur. **94**, 373—377.
König, K. G.; Marthaler, T. M. (1958): A longitudinal study of molar eruption in Osborne-Mendel Rats. Helv. Odont. Acta **2**, 23—28.
— (1960): Eine longitudinale Molarendurchbruchsstudie an Sprague-Dawley-Ratten. Helv. Odont. Acta **4**, 43—48.
Leigh, E. G. (1970): Sex ratio and differential mortality between the sexes. Amer. Natur. **104**, 204—210.
Lindh, J. (1961): Quantitative aspects of prenatal gonad growth in the albino rat and the golden hamster studied by morphogenic and experimental methods. Thesis University of Lund. 154.
MacArthur, R. H. (1965): Ecological consequences of natural selection, pp. 388—397. In: Waterman, T. H.; Morowitz, H. J. (eds.): Theoretical and mathematical biology. New York: Blaisdell.
Myers, J. H.; Krebs, C. J. (1971): Sex ratios in open and enclosed vole populations: demographic implications. Amer. Natur. **105**, 325—344.
Park, A. W. (1970): Instantaneous relative growth rates of preweanling rats as related to division of the sexes. Acta anat. **76**, 464—470.
Park, A. W.; Nowosielski-Slepowron, B. J. A. (1972): Biology of the rice rat *(Oryzomys palustris natator)* in a laboratory environment. Z. Säugetierkunde **37**, 42—51.
Rheingold, H. L. (1963) (ed.): Maternal behaviour in mammals. New York: Wiley and Sons.
Schneira, T. C. (1959): An evolutionary and developmental theory of biphasic processes underlying approach and withdrawal. In Jones, M. R. (ed.): Nebraska Symposium on motivation. pp. 1—43. Lincoln, Nebraska: University of Nebraska Press.
Swanson, H. E.; Weff ten Bosch, J. J. van den (1963): Sex differences in growth of rats and their modification by a single injection of testosterone propionate shortly after birth. J. Endocrin. **26**, 197—207.
Zawadowsky, M. M. (1931): Dynamics of development of the organism. cit. in Hammond, J.; Mason, I. L.; Robinson, T. J. (eds.): Hammond's farm animals. 4th ed. London: Edward Arnold 1971.

Author's address: Dr. A. Wallace Park, *Department of Dental Surgery, Dental School, University of Dundee, Dundee, Scotland*

Die Hunde der prähistorischen Siedlung Feddersen Wierde[1]

Von D. Heinrich

Aus dem Institut für Haustierkunde der Universität Kiel
Direktor: Prof. Dr. Dr. h. c. W. Herre

Eingang des Ms. 1. 3. 1974

Einleitung

Aus dem vorgeschichtlichen Mitteleuropa sind Reste von Haustieren bekannt, die als ein Zeugnis kulturellen Wirkens der Menschen jener Zeit gelten können; denn der Haltung von Haustieren muß die Abtrennung einer kleinen Individuengruppe von einer wilden Population der jeweiligen Art vorangegangen und im Anschluß daran

[1] Herrn Prof. Dr Dr. h. c. W. Herre zum 65. Geburtstag.

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 284—312
© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

eine Vermischung dieser Tiere mit der Stammart verhindert worden sein (HERRE und RÖHRS 1973). Zudem bietet der Mensch seinen Haustieren andere ökologische Bedingungen als sie für die wilden Vertreter einer Art gelten.

Es stellt sich die Frage, ob man in vorgeschichtlicher Zeit auch schon verstand, aus einem Haustierbestand verschiedene Rassen zu züchten. Die sexuelle Abgrenzung gegenüber der Stammart und die besonderen ökologischen Verhältnisse des Hausstands mit ihren eigenen Auslesebedingungen führen bei Haustieren zu einer Variabilitätsverschiebung und -erhöhung in verschiedenen Merkmalen. Will der Mensch nun mit diesen Haustieren unterschiedlichen Bedürfnissen gerecht werden, so führt er innerhalb seines Haustierbestandes erneute Abgrenzungen von Gruppen ähnlicher Individuen durch und entwickelt diese nach bestimmten Zuchtzielen weiter (HERRE 1961). Dies führt zur Rassebildung, die zoologisch also eine gewisse Einengung der Variabilität innerhalb dieser Gruppen bedeutet (RÖHRS 1961/62). Bei primitiv gehaltenen Haustieren zeigt sich im allgemeinen eine große Variationsbreite in verschiedenen Merkmalen (HERRE 1958), ein Zeichen dafür, daß noch keine Weiterzüchtung in verschiedene Rassen erfolgt ist. Das gilt z. B. für Primitivhunde — einen Beleg dafür bringen R. und R. MENZEL (1960) mit den Pariahunden — und auch für die meisten heutigen Bestände der Hauskatze.

Zur Beurteilung der Frage, ob bei frühgeschichtlichen Haustieren bereits Rassebildung vorliegt oder lediglich Primitivhaltung panmiktischer Populationen, ist umfangreiches Material erforderlich. Frühere Grabungen erbrachten oft, insbesondere bei wirtschaftlich unbedeutenderen Haustieren wie dem Hund, nur von wenigen Exemplaren Knochenreste. Aus solchen Knochenresten einzelner Tiere wurden häufig verschiedene Rassen abgeleitet (RÜTIMEYER 1862; STUDER 1901; ZEUNER 1967). Dabei bedachte man vielfach nicht, daß Einzeltiere innerhalb einer Population mit breiter Variabilität sehr unterschiedliche Gestalt haben können. So haben auch die Studien von R. und R. MENZEL (1960) gelehrt, daß selbst in verwilderten panmiktischen Haushundpopulationen wie den Pariahunden verschiedene, durch Übergänge miteinander verbundene Typen auftreten können.

Oft sind es lediglich physiologisch bedingte Größeneinflüsse, die Unähnlichkeiten bei Knochen gleicher Grundform hervorrufen. KLATT hat das bereits 1913 an Hundeschädeln belegt. Um den Einfluß der Größe ausschließen zu können und Fehlinterpretationen zu vermeiden, sind allometrische Methoden erforderlich.

Aussagen über Rassen sind auch vielfach auf Grund zeitgenössischer plastischer oder bildhafter Darstellungen gemacht worden. Diese geben aber oft nur den künstlerischen Stil einer bestimmten Zeit oder einer besonderen Schule wieder, oder es sind besonders markante Individuen einer Haustierform Vorbild für Werke gewesen, bei denen der Betrachter die Darstellung etwa einer bestimmten Rasse erkennen zu können glaubt (HERRE 1974). Aussagen über prähistorische Haustierrassen werden auch dadurch erschwert, daß Haustierrassen nicht durch Skelettmerkmale definiert sind (HERRE et al. 1961/62), sondern sich viel stärker in Weichteilmerkmalen unterscheiden (HALTENORTH 1958) oder durch Leistungsbesonderheiten zu charakterisieren sind (RÄBER 1971; HERRE 1974).

In der alten statischen Betrachtungsweise systematischer Zoologie, die in der Konstanztheorie der Tierzucht eine Parallele fand (BERGE 1959), wurden die angeführten wichtigen Gesichtspunkte übersehen, und man unterschied Rassen vielfach auf Grund nicht näher erforschter Gestaltverschiedenheiten. Ein ausreichendes Knochenmaterial von Hunden, dessen Bearbeitung mit Hilfe biometrischer Verfahren unter Berücksichtigung allometrischer Betrachtungsweise in der Rassenfrage des Haushundes weiterführen kann, brachte die großflächige Ergrabung der prähistorischen Warft Feddersen Wierde nahe dem heutigen Bremerhaven, die in den Jahren

1955 bis 1963 von der Niedersächsischen Landesstelle für Marschen- und Wurtenforschung unter Leitung von W. Haarnagel durchgeführt wurde (Haarnagel 1962). Sie war etwa vom 1. Jahrhundert v. Chr. bis zum 4./5. Jahrhundert n. Chr. bewohnt.

Material

Der Bearbeitung liegen insgesamt 1581 Hundeknochen oder Teile von Hundeknochen zugrunde, aus denen sich eine Mindestindividuenzahl von 82 Tieren bestimmen läßt. (Das Material wurde mit rezenten Wolfs- und Fuchsknochen verglichen um auszuschließen, daß irrtümlicherweise Knochen dieser Wildtiere in die Untersuchung mit eingingen.) Das sind etwa

Tabelle 1

Knochenarten und Knochenzahlen

Knochenart	links	rechts	medial	Gesamtzahl
Calvarium (± vollst.)			50	50
Hirnschädel	3	5	24	32
Gesichtsschädel	19	19	5	43
Oberkieferzähne	19	18		37
Unterkiefer	79	76		155
Unterkieferzähne	17	23		40
Atlas			17	17
Epistropheus			14	14
Halswirbel			33	33
Brustwirbel			104	104
Lendenwirbel			55	55
Schwanzwirbel			4	4
Sacrum			7	7
Rippen			302	302
Sternum			11	11
Scapula	25	32		57
Humerus	41	54		95
Radius	36	25		61
Ulna	39	30		69
Metacarpalia	23	17		40
übrige Carpalia	4	7		11
Pelvis	20	27	6	53
Femur	43	37		80
Tibia	45	40		85
Fibula	6	6		12
Fersenbein	2	4		6
Rollbein	3	2		5
Metatarsalia	17	18		35
übrige Tarsalia	2	4		6
Phalanx I	8	9		17
Phalanx II	6	9		15
Phalanx III	2	8		10
Patella	1			1
Zungenbein	4	2	1	7
Penisknochen			2	2
Sesamknochen			9	9
unbestimmte Knochen			1	1
Insgesamt				1581

3,6 % der Knochenfunde von Haussäugetieren, soweit sie bestimmbar waren (zu den Knochenfunden siehe auch REICHSTEIN 1973). Bemerkenswert ist, daß allein 600 dieser Knochen auf Grund ihrer Lage zueinander sich 11 Individuen zuordnen lassen, wobei natürlich nicht ausgeschlossen werden kann, daß auch ein Teil der übrigen 981 Einzelfunde diesen Individuen zuzuordnen ist. Ein Skelett ist fast vollständig erhalten; es vereinigt allein 194 Knochen auf sich. Die Verteilung der Gesamtzahl von Knochen und Knochenstücken zeigt Tabelle 1. Es sei bemerkt, daß die Knochenfunde der Grabungskampagne 1955, die zoologisch überhaupt noch nicht ausgewertet worden sind (REICHSTEIN 1972), unberücksichtigt bleiben mußten. Die Vernachlässigung ist aber wohl zulässig, da die Materialzusammensetzung in den einzelnen Grabungsjahrgängen kaum Unterschiede aufwies (REICHSTEIN, mdl. Mitt.; siehe auch BOESSNECK 1962).

Ein in Anzahl und Erhaltungszustand der Knochen vergleichbarer Fundkomplex entstammt dem frühmittelalterlichen Haithabu (s. WENDT 1974). Zwar haben auch OBERDORFER (1959) und PETRI (1961) eine große Zahl von Hundeknochen aus dem keltischen Oppidum bei Manching bearbeiten können, doch die Zahl ganzer oder zumindestens weitgehend erhaltener Schädel, die im Material von der Feddersen Wierde mit ca. 50 Exemplaren vertreten sind, war bei der Manchinger Grabung, wie auch meistenteils anderenorts, gering. Eine erwähnenswerte Ausnahme hiervon bildet der Fundplatz Barsbek (Schleswig-Holstein) mit 11 Hundeschädeln, die NOBIS (1950) bearbeitet hat.

Methoden

Berechnung der Mindestindividuenzahl (MIZ)

Zur Ermittlung der Mindestindividuenzahl, die einen Minimalwert für die Anzahl der Individuen, von denen Knochen erhalten blieben, darstellt, wurden das Calvarium, das Dentale, die Knochen der Extremitätengürtel und einige Achsenknochen herangezogen. Sie wurde in der von CHAPLIN (1971) angegebenen Weise bestimmt. (Zum Problem der Bestimmung der Individuenzahl siehe auch KUBASIEWICZ 1956; AMMBROS 1969; BOESSNECK et al. 1971, REICHSTEIN 1972).

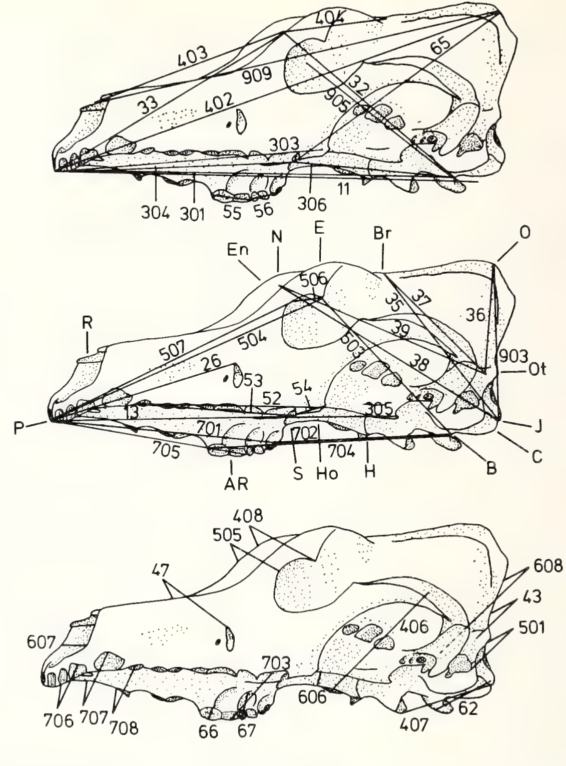
Altersbestimmung

Altersbestimmungen sind nach verschiedenen Merkmalen möglich. Allen haften jedoch Fehlermöglichkeiten an, weil Haltungs- und Ernährungsbedingungen sich auswirken können. Das gilt auch für die Zähne (NICKEL et al. 1960), die sich zur Altersbestimmung anbieten, wenn diese wie hier nach Skelettresten vorgenommen werden muß. Die Bestimmung des Alters nach Zahnmerkmalen erfolgte nach MEYER (1941) und SEIFERLE und MEYER (1942). Herangezogen wurde auch HABERMEHL (1961). Es wurde aber auch der Grad der Verwachsung der Schädelnähte (besonders im Bereich des Bregma) beachtet. Nach einer vergleichenden Betrachtung an rezenten Schädeln (34 Wolfspudel F 1, 13 Hunde verschiedener Rassen) aus der Sammlung des Instituts für Haustierkunde der Universität Kiel ist das Bregma frühestens im Alter von einem Jahr, spätestens im Alter von 5 Jahren zumindestens teilweise verstrichen. Bei über 8 Jahre alten Tieren ist wohl fast stets auch das Nasion nicht mehr erkennbar; frühestens war es bei fünfjährigen Tieren verwachsen. An wirklich sicheren Merkmalen bleiben die Jungtiere sowie die alten Tiere (über 7 Jahre) bestimmbar, zumal die Schneidezähne, als für die Altersbestimmung innerhalb der dazwischenliegenden Gruppe besonders wichtig, kaum jemals vorhanden sind. Es ergeben sich folgende Gruppen:

1. Juvenile Tiere (unter einem Jahr): Milchzähne noch vorhanden, im Zahnwechsel begriffen (Alter: 3—7 Monate), weit offene Schädelnähte.
2. Adulte Tiere (bis ca. 7 Jahre): Schneidezähne bzw. Alveolen alle vorhanden, Nasion fast stets noch frei. (Weitere Unterteilung nach Verwachsung der Nähte und Zahnabnutzung).
3. Adult-senile Tiere: Zahnausfall (kenntlich an verwachsenen Alveolen), beginnend mit den Incisiven, Nähte weitgehend verwachsen.

Meßmethoden und Meßstrecken

Es wurden insgesamt 52 Schädelmaße genommen, um zu Aussagen über die Schädelform dieser frühgeschichtlichen Hunde zu gelangen. Alle Maße wurden mit einer Schublehre auf 0,1 mm genau bestimmt. Von den 52 Meßstrecken wurden 31 (Maßnummern 3stellig) nach G. REMPE (unveröffentlicht) genommen, da die von ihr vermessenen Pudel, Wölfe und Wolf-



AR	Reißzahnalveole	En	Entorbitale	O	Opisthokranion
B	Basion	H	Hamulus	Ot	Otion
Br	Bregma	Ho	Hormion	P	Prosthion
C	Condylus	J	Jugale	R	Rhinion
E	Ectorbitale	N	Nasion	S	Staphylion

Abb. 1. Meßstrecken am Hundeschädel

Pudel-Bastarde F 1 als Vergleichsgrundlage für die Erfassung gestaltlicher Differenzen dieser vorgeschichtlichen Hunde gegenüber rezenten Vertretern der Art dienten[2]. Im übrigen wurde von mir — wie auch von G. Rempe — eine Anlehnung an Duerst (1926) angestrebt. Maße, welche in der von ihm definierten Weise genommen wurden, sind durch die jeweilige Seitenzahl der Maßbesprechung bei Duerst (1926) gekennzeichnet.

a. Längenmaße

Nr. 301		Basilarlänge: Hinterrand einer der Alveolen der I^1 bis Basion
Nr. 11		Condylobasallänge: Prosthion bis zu einer Verbindungslinie zwischen den caudalsten Punkten der Condylen
Nr. 13	S. 281	mediane Gaumenlänge: Prosthion bis Staphylion
Nr. 303		Hinterrand einer der Alveolen der I^1 bis Hormion
Nr. 304		Hinterrand einer der Alveolen der I^1 bis Staphylion
Nr. 306	S. 256	Foramen-Gaumenmaß: Staphylion bis Basion
Nr. 402	S. 252	Profillänge: Opisthokranion bis Prosthion
Nr. 403	S. 278	Länge der Nasenbeine: Rhinion bis Nasion

[2] Mein besonderer Dank gilt Frau Gudrun Rempe für die Überlassung ihrer Meßdaten, die erst eine vergleichende Betrachtung ermöglichten.

Nr. 404	S. 273	Sagittale Länge des Stirnbeins: Nasion bis Bregma
Nr. 909		Rhinion bis Opisthokranion
Nr. 305		Staphylion bis ventralster Punkt des Hamulus eines Pterygoid
Nr. 503		Basion bis Ectorbitale
Nr. 504		Prosthion bis Ectorbitale
Nr. 506		Ectorbitale bis Entorbitale
Nr. 507	S. 264	laterale Gesichtslänge: Entorbitale bis Prosthion
Nr. 26	S. 266	Schnauzenlänge: Prosthion bis Infraorbitale
Nr. 905*	S. 293	Hirnhöhlenlänge: dorsomedialer Punkt des Foramen magnum bis Siebbeinplatte
Nr. 701		Zahnreihenlänge: Prosthion bis Hinterrand der Alveole des M^2
Nr. 702		Hinterrand der Alveole des M^2 bis Basion
Nr. 704		Vorderrand der Alveole des P^4 bis Basion
Nr. 705		Hinterrand der Alveole des P^4 bis Prosthion
Nr. 52		Länge der Backenzahnreihe: oraler Alveolenrand des P^1 bis aboraler Alveolenrand des M^2
Nr. 53		Länge der Praemolarenreihe: entsprechend Nr. 52 an den Praemolaralveolen
Nr. 54		Länge der Molarenreihe: entsprechend Nr. 52 an den Molaralveolen
Nr. 55		Größte Länge der Reißzahnalveole (P^4)
Nr. 56		Größte Länge der Alveole des M^1
Nr. 65		Staphylion bis Opisthokranion
Nr. 32	S. 260	Hirnschädellänge: Basion bis Nasion
Nr. 33	S. 263	Gesichtslänge: Nasion bis Prosthion
Nr. 903*		Opistokranion bis zur Spitze des Jugularfortsatzes (Jugale).
Nr. 35		Bregma bis Jugale
Nr. 36		Opisthokranion bis Otion
Nr. 37		Bregma bis Otion
Nr. 38		Nasion bis Jugale
Nr. 39		Nasion bis Otion

b. Breitenmaße

Nr. 406	S. 313	Größte Schädelbreite (Jugalbreite)
Nr. 407	S. 311	Jugularbreite: Abstand zwischen den Jugales
Nr. 43	S. 309	Hinterhauptsbreite: Abstand von Otion zu Otion
Nr. 408	S. 294	Stirnbreite: Abstand zwischen den beiden Ectorbitalpunkten
Nr. 501		Größte Breite zwischen den Bullae
Nr. 505		Entorbitalbreite: Abstand zwischen den einander am stärksten genäherten Punkten des inneren Orbitarandes
Nr. 47	S. 303	Gesichtsbreite an den Wangenlöchern
Nr. 606	S. 317	Größte Breite der Choanengrube
Nr. 607	S. 301	Größte Breite der Nasenhöhle
Nr. 608	S. 314	Größte Breite der Hirnkapsel
Nr. 703*	S. 309	Größte Gaumenbreite
Nr. 62	S. 311	Breite an den Hinterhauptscondylen
Nr. 706*		Größte Breite zwischen den Alveolen der I^3, an deren lateralen Rändern abgegriffen
Nr. 707*		Größte Breite zwischen den Alveolen der Canini, an deren lateralen Rändern abgegriffen
Nr. 708*		Größte Breite zwischen den Alveolen der P^1, an deren lateralen Rändern abgegriffen
Nr 66		Größte Breite der Reißzahnalveole (P^4)
Nr. 67		Größte Breite der Alveole des M^1

* Meßstrecken, welche nicht genau entsprechend den Angaben von G. Rempe (unveröffentlicht) abgegriffen werden konnten.

Berechnungsmethoden

An sämtlichen Schädeln adulter Tiere wurde für die einzelnen Maße durch univariate Analysen das geometrische Mittel errechnet, ferner auch der geometrische Variabilitätskoeffizient als ein Maß für die relative individuelle Variabilität, die er in Prozenten des geometrischen Mittels

angibt. Nähere Angaben zum geometrischen Variabilitätskoeffizienten sind HELMUTH und REMPE (1968) zu entnehmen.

Die Calvarien der Hunde von der Feddersen Wierde wurden mit denen von Wölfen, Großpudeln, Kleinpudeln und F1-Bastarden von Wölfen und Großpudeln verglichen. Dabei wurde vor allem die Variabilität innerhalb der einzelnen Gruppen betrachtet. Sie erfaßt individuelle Unterschiede in der jeweiligen Population oder Gruppe.

Man kann die Variabilität jedes Maßes gesondert ermitteln, d. h. univariat. Doch genügt dabei normalerweise schon die Betrachtung einer einzelnen Meßstrecke. Stellt man z. B. für eine rezente Hunderasse fest, daß bei ihr die Profillänge stärker variiert als bei einer anderen, so zeigt sich darin im allgemeinen nur eine höhere Variabilität der Körpergröße, mit der die Profillänge stark korreliert ist. Da sich die Körpergröße über allometrische Regulationsmechanismen auch auf alle anderen Maße auswirkt, zeigen dann auch diese eine mehr oder weniger erhöhte Variabilität.

Es ist nun aber zu beachten, daß bei gleicher Größenstufe innerhalb einer Rasse ebenfalls eine bestimmte Variabilität auftritt. Vermehrt gibt es jedoch Unterschiede zwischen den Individuen verschiedener Rassen bei gleicher Körpergröße, eine Tatsache, die sich durch hohe Variabilität im Vergleich zu Tieren einer Rasse erkennen läßt. Diese Unterschiede werden als größenunabhängige Rassenunterschiede bezeichnet. Um beurteilen zu können, ob in der Population der Hunde von der Feddersen Wierde größenunabhängige Rassenunterschiede die Gesamtvariabilität erhöhten, ist es daher notwendig, auch die individuellen größenunabhängigen Unterschiede innerhalb von rezenten Rassen zu erfassen. Diese größenunabhängige Variabilität kann dann jener der Hunde von der Feddersen Wierde gegenübergestellt werden.

Um dieses Ziel erreichen zu können, muß man feststellen, wie sich die Größe auf die einzelnen Knochenmaße auswirkt. Das geschieht mit Hilfe einer divariaten Betrachtung: Man kann für verschiedene Tiergruppen jeweils die geometrischen Mittelwerte für 2 Maße berechnen diese in einem Diagramm mit doppeltlogarithmischer Achsenteilung darstellen, indem man die Mittelwerte eines 1. Maßes, z. B. der Basilarlänge, auf der X-Achse und die entsprechenden eines 2. Maßes, z. B. der Jugalbreite, auf der Y-Achse aufträgt. Für jede Tiergruppe ergibt sich dann ein Punkt, der sogenannte Mittelpunkt. In einem solchen doppeltlogarithmischen Diagramm ordnen sich die Mittelpunkte nah verwandter Tierformen mehr oder weniger in der Form von Geraden an. Diese Geraden haben allgemein die Formel:

$$\log y = a \cdot \log x + \log b.$$

Entlogarithmiert ergibt sich die SNELL'sche Formel:

$$y = b \cdot x^a,$$

welche durch HUXLEY (1932) unter dem Namen Allometrieformel besonders bekannt geworden ist. y ist eine Teilgröße, x die zugehörige Bezugsgröße. Der Schnittpunkt mit der Y-Achse ist durch b gegeben; a ist ein Wert für den größenabhängigen Anteil von y an x. In der Geradengleichung bestimmt a den Steigungswinkel der Geraden.

Im einfachsten Falle kann man nach dem oben Erläuterten — vorausgesetzt man hat zwei verschieden große Vertreter aus einer engen Verwandtschaftsgruppe — im doppeltlogarithmischen System eine Gerade durch deren Mittelpunkte legen. Auf diese Weise erhält man dann eine Allometriegerade. Innerhalb der Hunderasse der Pudel gibt es mehrere Zuchtgruppen, die sich in ihrer durchschnittlichen Körpergröße unterscheiden. Die Mittelpunkte dieser verschiedenen Zuchtgruppen dürften, wie oben ausgeführt, etwa auf einer Allometriegeraden liegen, der Allometriegeraden der Pudel. Im Institut für Haustierkunde der Universität Kiel gibt es zwei derartige Zuchtgruppen: Die erste enthält Großpudel, die zweite besteht aus Tieren, die rein formal entsprechend ihrer unterschiedlichen Schulterhöhe von den Züchtern teils als Kleinpudel, teils als Zwergpudel eingestuft werden. Die Mittelpunkte dieser beiden Gruppen ermöglichen die Ermittlung der Allometriegeraden.

Aus anderen Untersuchungen ist bekannt, daß die Allometriegeraden verschiedener Verwandtschaftsgruppen zwar im allgemeinen gegeneinander versetzt sind, daß sie aber normalerweise mehr oder weniger zueinander parallel verlaufen. Das bedeutet, daß für andere Hunderassen ein ähnlicher Anstieg wie beim Pudel erwartet werden kann, die Allometriegeraden also nur parallel verschoben wären. Hat man die Allometriegerade der Pudel bestimmt, so kann man für jede Größenstufe ein Maßpaar der Pudel von Vergleichsmaß (auf der Y-Achse) und Bezugsmaß (auf der X-Achse) berechnen, also z. B. für die Jugalbreite und die Basilarlänge. Mit den umgerechneten Werten kann man so arbeiten, als handele es sich um einzelne Meßwerte. Damit sind Prinzip und Grundgedanke allometrischen Arbeitens erklärt, siehe auch RENSCH (1954), MEUNIER (1959 a, b), RÖHRS (1959, 1961), FRICK (1961), BOHLKEN (1962), U. REMPE (1962), STOCKHAUS (1965) und MOELLER (1968). Die formelmäßigen Vereinfachungen, die zu einer wesentlichen Reduktion des Rechenaufwandes führen, werden hier im einzelnen nicht abgehandelt. (Näheres beschrieben bei U. REMPE 1970).

Man kann sowohl für die Männchen als auch für die Weibchen eine Allometriegerade errechnen. Es ist jedoch sinnvoller, eine mittlere Gerade aus beiden Geschlechtern zu berechnen. Deshalb wurde mit Hilfe einer geometrischen Varianzanalyse (s. REMPE und BÜHLER 1969) ein durchschnittlicher prozentualer Geschlechtsunterschied für kleinere Pudel und Großpudel ermittelt. Mit Hilfe eines solchen durchschnittlichen Geschlechtsunterschiedes kann man die Werte der Weibchen um einen bestimmten Prozentsatz erhöhen, so daß ihr Mittelwert weitgehend jenem der Männchen entspricht. Danach kann man dann für Männchen und Weibchen gemeinsam die beiden Mittelpunkte der zwei unterschiedlich großen Zuchtgruppen errechnen und durch diese die Allometriegerade legen. Eine formelmäßige Darstellung für diese Berechnung findet sich bei SCHLEIFENBAUM (1973).

Ferner wurde der größenunabhängige geometrische Differenzenquotient ermittelt, der bei gleichem Wert des Bezugsmaßes angibt, wie groß die durchschnittliche prozentuale Differenz zwischen zwei Individuen einer Untersuchungsgruppe in einem bestimmten Merkmal ist (s. REMPE 1970). Wenn eine Population aus n Individuen besteht, so kann man $n \cdot \frac{n-1}{2}$ Paare bilden, die verschieden sind. Der durchschnittliche Unterschied zwischen kleinerem und größerem Partner der Paare innerhalb einer Gruppe wird durch den Differenzenquotienten gemessen, d. h., er gibt an, um wieviel Prozent durchschnittlich der größere von zwei Meßwerten den kleineren übertrifft.

Die durchschnittlichen Unterschiede zwischen zwei Individuen können bei verschiedenen Populationen unterschiedlich sein. Entsprechend wird man bei einem Variabilitätsvergleich eines prähistorischen Hundebestandes mit einer rezenten Hunderasse je nach Wahl der Rasse unterschiedliche Ergebnisse erhalten. Es wurde deshalb neben der Variabilität einer rezenten Population auch aus mehreren Populationen eine mittlere Variabilität ermittelt. Es werden dabei für jede berücksichtigte Population die möglichen Paare gebildet. Es ergeben sich paarweise Differenzen zwischen Paarlingen der gleichen Gruppe. Die Summe der Differenzen der Paarlinge ist dann durch die Gesamtzahl der Individuen abzüglich der Anzahl der eingegangenen Gruppen zu dividieren. Wenn die Individuenanzahlen der einzelnen Gruppen nicht gleich sind, muß zuvor jedes der Paare mit einem Gewichtungsfaktor versehen werden, der dem Kehrwert der Anzahl der Individuen in der jeweiligen Population entspricht. Erst dann ist der Informationsgehalt der errechneten Paare gleich groß.

In unserem Falle wurden die Abweichungen zwischen den Logarithmen berechnet und anschließend aus der ermittelten Varianz die Wurzel gezogen, der Wert entlogarithmiert, mit 100 multipliziert und 100 subtrahiert, um einen Differenzenquotienten zu erhalten. Dieser Differenzenquotient, der hier innerhalb von Wölfen, innerhalb von Großpudeln und innerhalb von F 1-Bastarden zwischen Großpudeln und Wölfen berechnet und dann gemittelt wurde, kann als ein Maß für eine mittlere, für Hunde repräsentative individuelle Variabilität gelten.

Ein zweites Maß für die individuelle Variabilität innerhalb einer Population ergab sich aus den beiden Populationen der Großpudel und der kleineren Pudel (Klein- und Zwergpudel). Die erhaltenen Differenzenquotienten drücken die Variabilität einer einzigen Rasse aus, die in verschiedenen Schlägen gezüchtet wird. Um nun den Einfluß der Zuchtgruppe kleinerer Pudel auf die Variabilität der Pudel insgesamt abschätzen zu können, wurde für sie auch noch allein der Differenzenquotient ermittelt. Diese verschiedenen Differenzenquotienten konnten nun mit den für die Hunde der Feddersen Wierde festgestellten verglichen werden.

Die prozentualen Differenzen geben die durchschnittlichen größenunabhängigen Unterschiede zwischen den verschiedenen Gruppen an.

Relativwerte schließlich, welche den durchschnittlichen prozentualen Wert angeben, den ein bestimmtes Merkmal im Vergleich zu einer Bezugsgröße hat, sind nur dann mit größenunabhängigen Werten zu vergleichen, wenn Isometrie vorliegt, also bei einer Zunahme des Bezugsmaßes um 10 % auch das Vergleichsmaß um 10 % ansteigt. Doch wurden sie dennoch herangezogen, da für zahlreiche Maße an den Schädeln der Hunde von der Feddersen Wierde keine Werte aus den Vergleichsgruppen vorlagen.

Sämtliche Rechnungen wurden nach ALGOL-Programmen, die mir Herr Dr. UDO REMPE[3] zur Verfügung stellte, auf der Rechenanlage Digital-PDP 10 und EL X 8 im Rechenzentrum der Universität Kiel durchgeführt.

[3] Herrn Dr. REMPE danke ich herzlich für seine Hilfsbereitschaft bei der Erstellung der mathematischen Ansätze und der Durchrechnung.

Ergebnisse

1. Struktur der Population

Mindestindividuenzahl, Schätzung der tatsächlichen Individuenzahl und prozentuale Häufigkeit verschiedener Knochenarten

Mindestindividuenzahlen wurden, wie oben angegeben, nach verschiedenen Knochen ermittelt (Tab. 2). Die Mindestgröße des Bestandes während des gesamten Zeitraums der Besiedlung ist durch das Dentale gegeben, für das die höchste Individuenzahl, nämlich 82 festgestellt werden konnte.

In der Regel ist die Mindestindividuenzahl kleiner als die tatsächliche Anzahl von Individuen, da häufig einige Knochenreste übersehen werden, weiterhin alle außerhalb einer Siedlung vergrabenen Tiere nicht erfaßt werden, und viele Knochen im Laufe der Jahrhunderte vergangen sind. Doch selbst wenn die Mindestindividuenzahl von 82 bedeutend niedriger wäre als die wirkliche Individuenzahl, hätte die Anzahl der Tiere, die gleichzeitig in der Siedlung gelebt haben, sehr gering gewesen sein müssen: Bei der Annahme einer tatsächlichen Individuenzahl von z. B. 250 Tieren — das wäre etwa die dreifache MIZ — für die Dauer der Besiedlung (ca. 500 Jahre), hätten höchstens 3—5 Tiere gleichzeitig in der Siedlung gelebt. Dabei lege ich eine durchschnittliche Lebenserwartung von 5—7 Jahren aufgrund der Alterszusammensetzung des Bestandes (s. u.) zugrunde. Mit einem Hundebestand in dieser Größenordnung ist es aber kaum möglich, eine gezielte Zucht zu betreiben.

Die prozentual aufgeschlüsselte Liste der Mindestindividuenzahl für die einzelnen Knochenarten (Dentale = 100 %) zeigt, daß die Anzahl der Extremitätenknochen mit Ausnahme der Fibula nur 40 bis 60 % der Anzahl von Unterkiefern und Schädeln beträgt (Tab. 2). Die Prozentwerte für die Fibula und die Achsenknochen sind noch geringer. Für diese unterschiedlichen Fundmengen ist eine ausreichende Erklärung heute noch nicht möglich. Zwar sind die Knochen des Kopfes sehr kompakt und widerstandsfähiger als die Extremitätenknochen, doch lassen sich aus gleich alten Fundschichten Kleinsäuger- und Vogelknochen bergen, deren Erhaltungsfähigkeit sicher noch viel geringer ist. Eine Verarbeitung verschiedener Knochen des Hundes zu Werkzeugen könnte auch als Erklärungsmöglichkeit für die unterschiedlichen Fundmengen herangezogen werden. Doch zeigte die Untersuchung der Knochenwerkzeuge von der Feddersen Wierde, daß Hundeknochen nur in sehr wenigen Fällen zu Werkzeugen verarbeitet wurden. (Es wurden lediglich 2 zu Pfriemen verarbeitete Ulnae aufgefunden, ferner 2 bearbei-

Tabelle 2

a. Mindestindividuenzahlen nach verschiedenen Knochenarten
b. Prozentuale Werte der erhaltenen Reste bei verschiedenen Knochenarten, bezogen auf das Dentale (= 100 %)

Knochenart	a. MIZ	b. Prozentwerte
Calvarium	78	95,1 %
Dentale	82	100,0 %
Atlas	17	20,5 %
Epistropheus	14	17,1 %
Sacrum	7	8,5 %
Scapula	30	36,6 %
Humerus	50	61,0 %
Ulna	37	45,1 %
Radius	36	43,9 %
Pelvis	33	40,2 %
Femur	38	46,3 %
Tibia	44	53,7 %
Fibula	6	7,3 %

Tabelle 3

Verteilung auf die Altersgruppen mittels der Calvarien

Gruppe 1:	Jungtiere	3 Ind.	alle Nähte offen
Gruppe 2:	adulte Tiere (—ca. 7 J.)		
	a. jünger	35 Ind.	Bregma offen, Zähne nur wenig abgenutzt
	b. mittel	18 Ind.	Bregma verwachsen, noch kein Zahnausfall
	c. älter	4 Ind.	Schädelnähte noch z. T. offen, Zahnausfall, stark abgenutzte Zähne
Gruppe 3:	adult-senile Tiere	12 Ind.	Schädelnähte weitgehend verwachsen, Zahnausfall
keine Aussage möglich		4 Ind.	
berücksichtigte Anzahl		76 Ind.	(Schädel oder Schädelteile)

tete Scapulae, Reichstein, mdl. Mitt.). Ähnliches gilt auch für andere Siedlungen (vgl. Müller 1973).

Man könnte nun die unterschiedlichen Fundmengen bei den einzelnen Knochenarten als die Folge einer Nutzung von Hunden zu Nahrungszwecken deuten, denn infolge der Fleischgewinnung brauchten zahlreiche Knochen und besonders die der Extremitäten nicht mehr auffindbar zu sein. Solche Erwägungen stellt Tiessen (1970) an, die ähnliches bei Rindern, Schweinen und Schafen der Siedlungen Haithabu und Elisenhof fand. Doch galt gleiches auch für die Pferde, welche ihren Untersuchungen zufolge dort nicht als Nahrung gedient haben. Auch Reichstein (1973) befaßt sich mit diesem Problem, ohne jedoch eine eindeutige Lösung zu finden.

Für die Hunde der Feddersen Wierde kann ausgeschlossen werden, daß sie verzehrt wurden, denn die Zahl der zerbrochenen Knochen ist verglichen mit denen der Hauswiederkäuer sehr gering. Es ergeben sich auch niemals Anzeichen für eine Markgewinnung aus der Art der Frakturen. Ferner sind auch die Schädelkapseln weitgehend unbeschädigt oder weisen doch zumindestens kaum Beschädigungen auf, wie sie üblich sind, wenn das Ziel die Gewinnung des Gehirns ist. Letztlich sind an den Knochen auch keinerlei Schnittspuren erkennbar.

Wenn an Hand des Hundematerials von der Feddersen Wierde ausgeschlossen werden kann, daß in vorgeschichtlicher Zeit im norddeutschen Raum der Hund Nahrungstier war, so ist doch bemerkenswert, daß nur wenig früher im keltischen Manching der Verzehr von Hunden, wenn vielleicht auch nicht die Regel, so doch keine Ausnahme war (Oberdorfer 1959; Petri 1961). Daran wird erkennbar, daß bei den Kelten der Latènezeit andere Bräuche herrschten als nur wenig später bei der germanischen Bevölkerung im nördlichen Mitteleuropa. Vielleicht sind es grundsätzlich unterschiedliche Traditionen, die sich auswirken — so wurden z. B. noch im letzten Jahrhundert im Appenzeller Gebiet (Schweiz) Hunde ihres Fleisches wegen gehalten, wie Strebel berichtet (zit. n. Räber 1971, S. 155) —, vielleicht wurden bei den Kelten aber auch nur solche Hunde als Nahrung verwandt, die als Gebrauchshunde nicht genügend Nutzen brachten (vgl. Räber 1971). Über die Nutzung des Hundes zu Nahrungszwecken siehe auch Werth (1944); Degerböl (1961/62); Zeuner (1967); Brentjes (1971); Epstein (1971) und Müller (1973).

Alterszusammensetzung

An Hand des Schädels lassen sich von 72 Tieren nur 3 Individuen in die Gruppe der Jungtiere (unter 1 Jahr alt) einordnen. Eines dieser Tiere hat den Zahnwechsel bereits beendet, ist also schon mehr als halbjährig. Für die beiden anderen Tiere lassen sich keine näheren Angaben machen, da nur der Hirnschädel erhalten ist. 12 Individuen fallen in die mit „adult-senil" gekennzeichnete Gruppe von Tieren über 7 Jahren. Die restlichen 57 Tiere gehören in die Mittelgruppe, welche einen weiten Bereich umfaßt. Nach den – wenn auch sehr variablen – Merkmalen der Zahnabnutzung, der Verwachsung des Bregmas und des Fehlens einzelner Backenzähne bei noch vorhandenen Schneidezähnen hat ein großer Teil der in dieser Gruppe vereinigten Tiere doch schon ein beachtliches Alter zwischen ca. 3 und 7 Jahren erreicht (Tab 3).

Betrachtet man die mit Hilfe der Calvarien ermittelte Altersverteilung der Hunde von der Feddersen Wierde, dann fällt auf, daß Jungtiere unterrepräsentiert sind (vgl. dagegen die Grabung Manching, Boessneck et al. 1971). Das gleiche wird auch an den zahlreichen Unterkiefern deutlich. Es sind nur 5 Unterkiefer juveniler Tiere vorhanden. Alle sind noch im Zahnwechsel begriffen, der Tod erfolgte demnach im Alter zwischen 3 und 7 Monaten. Die fehlenden Jungtiere stellen eine Fundlücke dar, die noch nicht erklärt werden kann. Wenn aber nur ein Teil eines Bestandes vorliegt, bedeutet das eine Einschränkung der Aussagemöglichkeiten über diesen Bestand.

Anomalien der Knochen

Die Hundeknochen wurden auch auf Spuren, welche auf Krankheit oder Verletzung hindeuten, untersucht. An drei Schädeln waren Knochenverwachsungen feststellbar (im Bereich des linken Frontale, an der Crista sagittalis, im Bereich Nasale-Maxillare), welche auf Verletzungen hinweisen (Abb. 2). Vier weitere Schädel waren in sich unsymmetrisch; auch das mag durch Verletzungen bedingt sein. Ein eindeutiges Zei-



Abb. 2 (links). Verletzung im Bereich Nasale-Maxillare (Vergleichsstrecke: 2 cm) — *Abb. 3 (rechts).* Linke Tibia mit verheilter Fraktur (links), linke Ulna mit Exostosen im proximalen Bereich (Mitte), Brustwirbel mit Exotosen an den Wirbelkörpern (rechts) (Vergleichsstrecke: 5 cm)

Tabelle 4

Fehlende Zähne des Oberkiefers bei 18 Hunden aus der Feddersen Wierde

M 2	M 1	P 4	P 3	P 2	P 1	C	I 3	I 2	I 1	I 1	I 2	I 3	C	P 1	P 2	P 3	P 4	M 1	M 2
											+								
					+		+	+	+	+	+	+							
								+	+	+									
							+	+											
			+[1]																
					+[1]														
						+													
									+	+						+			
								+											
							+	+	+	+					+	+			
							+	+	+	+	+	+							
									+	+	+								
									+	+									
									+										
					+[1]										+[1]				
					+[1]														
		+						+	+	+	+					+			
				+				+	+	+	+								

[1] Oligodontie wahrscheinlich

chen für eine Fraktur weist eine Tibia auf, bei der die zerbrochenen Hälften so zusammengewachsen sind, daß sie vollkommen krumm ist (Abb. 3).

Es läßt sich hieran wohl ablesen, daß die Tiere keine allzu große Pflege erfuhren. Doch mag ein Teil solcher Verletzungen in der Nutzung der Hunde zum Hüten und Treiben seine Ursache haben. Räber (1971) legt dar, daß Hütehunde bei sich von der Herde absonderndem Vieh oft einen kurzen Biß im Bereich der Fesseln anwenden. Insbesondere bei noch unerfahrenen Hunden kann es hierbei zu Verletzungen durch ausschlagendes Vieh kommen.

Wenn die Hunde auch sicherlich verhältnismäßig frei lebten, so sind die Beziehungen zwischen Mensch und Hund in der Siedlung Feddersen Wierde doch kaum mit den Verhältnissen vergleichbar, wie sie im nordafrikanischen, vorder- und südasiati- Raum zwischen Menschen und Pariahunden gegeben sind (R. u. R. Menzel 1960; vgl. Rütimeyer 1862). Hierauf deutet auch der Fund eines vollständigen Skeletts eines adulten männlichen Hundes hin (Baculum vorhanden), der unter der Türschwelle eines besonderen Baus — vermutlich einer Gemeinschaftshalle — gemacht wurde (Haarnagel 1963). Es handelt sich bei diesem Tier wahrscheinlich um eine Opfergabe.

Krankheiten zeichnen sich vornehmlich im Bereich der Weichteile ab, sind für einen Archäozoologen daher nur in den verhältnismäßig wenigen Fällen faßbar, bei denen auch der Knochen betroffen ist, also Osteopathien vorliegen. Am untersuchten Material waren an 2 Scapulae und 5 Brustwirbeln (Einzelfunde) Exostosen festzustellen, ferner an einem linken Radius, einer linken Ulna und verschiedenen Wirbeln, welche alle zu einem älteren Tier gehören (Abb. 3). Auch rezent treten solche Bildungen insbesondere im Alter auf. In der Regel sind sie nach entzündlichen Erkrankungen des Periosts festzustellen (Periostitis ossificans), welche oft traumatischen Ursprungs sind (Kitt 1905; Boessneck und Dahme 1958; Tiessen 1970). Über die zugrundeliegenden Erkrankungen sind hier keine näheren Aussagen möglich (s. auch Chaplin 1971).

2. Analyse der Variabilität

Für den Vergleich mit Wildpopulationen und heutigen Primitivrassen des Hundes sowie mit Rassehunden ist von Interesse, welche Gestalt die vorgeschichtlichen Hunde der Feddersen Wierde hatten. Für eine solche Untersuchung kann man im Prinzip alle Knochenarten heranziehen. So kann man z. B. mit den verschiedenen Knochen einer Extremität zu Aussagen über die Beinform gelangen (Bückner 1971). Hier wurde der Schädel benutzt, der Aussagen über die Kopfform eines Tieres gewährt, zudem von Vorteil ist, weil auch in älteren Untersuchungen die Schädelproportionierung besondere Beachtung und Bewertung erfahren hat.

Tabelle 5

Korrelation der Ohrstellung mit dem Höhenwinkel
(nach Vau 1938)

Größengruppen	Ind. Anzahl	Höhenwinkel
Kleine Hunde	3	82°— 91°
kleine Hunde - mittelgr. Hunde	5	81°— 92°
mittelgroße Hunde	15	76°—100°
große Hunde	9	78°— 94°
insgesamt	32	76°—100°

Stehohr: Höhenwinkel klein, z. B. Spitz: 75°— 85° (Vau 1938)
Hängeohr: Höhenwinkel groß, z. B. Bernhardiner: 90°—110° (Vau 1938)

Infolge des Zusammenwirkens der vielen Einzelelemente des Schädels können sich zahlreiche Merkmalsabwand-

Tabelle 6

Einige Meßdaten der Feddersen-Wierde-Hunde

Maße	N	Geo. Mitw.	Var. ko.	Minimum	Maximum
Gesamtschädel					
301 Basilarlänge	34	1787,04	10,1	1402	2113
402 Profillänge	37	2020,08	11,3	1465	2452
909 Rhinion-Opisthocranion	22	1801,29	12,7	1306	2178
11 Condylobasallänge	39	1924,79	10,0	1520	2287
406 Jugalbreite	23	1147,03	8,9	919	1279
404 Nasion-Bregma	18	519,37	7,5	460	603
305 Staphylion-Hamulus	13	327,65	11,6	275	380
Gesichtsschädel					
303 Hinterrd Alv I[1]-Hormion	33	1070,19	10,9	824	1315
304 Hinterrd Alv I[1]-Staphyl.	34	987,71	11,9	730	1175
403 Internasalnaht	17	728,58	15,2	511	900
504 Prosth.-Ectorbitalftstz.	33	1185,19	9,4	944	1389
507 Intraorbitalpkt.-Prosth.	38	999,97	11,1	728	1215
506 Intraorbit.-Ectorbit.	46	171,35	15,5	103	220
701 Hinterrd Alv M[2]-Prosth.	43	1026,31	9,5	784	1225
705 aboral. Alv. rd P[4]-Prosth.	43	883,82	9,8	670	1058
13 Staphylion-Prosthion	41	1026,38	11,1	763	1216
26 Schnauzenlänge	43	632,94	10,9	458	759
33 Prosthion-Nasion	28	981,20	13,0	711	1213
52 Länge Backenzahnreihe	48	683,53	9,4	512	816
53 Länge Praemolarenreihe	48	531,37	10,3	397	640
54 Länge Molarenreihe	51	181,49	9,5	146	223
55 Länge Reißzahnalveole	54	186,36	9,9	148	224
56 Länge der Alveole des M[1]	52	108,48	10,0	90	140
408 Ectorbitalbreite	31	538,23	13,3	396	701
505 Augenenge	43	387,59	12,5	285	482
606 Breite Choanengrube	49	180,03	11,1	135	221
607 Breite Nasenhöhle	36	223,73	11,6	176	280
703 Gaumenbreite	43	687,14	9,5	528	777
706 Breite an Alv I[3]	34	263,48	10,4	204	322
707 Breite an Alv C	23	404,78	13,2	282	476
708 Breite an Alv P[1]	40	362,30	11,1	274	430
47 Breite an Wangenlöchern	44	441,48	12,1	327	551
66 Breite Reißzahnalveole	51	104,07	9,6	88	141
67 Breite der Alveole des M[1]	49	161,82	9,0	134	190
Hirnschädel					
306 Staphylion-Basion	44	802,40	9,2	610	942
503 Basion-Ectorbitalftstz.	45	988,06	8,7	779	1158
905 inn. Hirnhöhlenlänge	40	940,93	7,2	800	1074
702 Hinderrd Alv M[2]-Basion	46	875,40	10,2	646	1037
704 oraler Alv. rd P[4]-Basion	48	1215,75	9,8	927	1424
32 Basion-Nasion	23	1040,81	7,1	868	1178
65 Staphylion-Opisthocranion	43	1062,29	11,9	736	1310
38 Nasion-Jugularftstz.	28	1104,66	10,3	891	1287
39 Nasion-Otion	34	965,20	10,1	756	1129
903 Opisthocranion-Jugulare	48	603,35	10,6	463	769
35 Bregma-Jugularftstz.	27	805,38	9,2	677	986
36 Opisthocranion-Otion	59	540,59	10,3	414	659
37 Bregma-Otion	30	656,62	9,3	550	807
407 Jugularbreite	30	490,33	10,5	370	598
501 Breite an Bullae	46	647,95	9,9	526	780
608 Breite der Hirnkapsel	58	658,44	7,7	548	775
43 Breite Hinterhptdreieck	57	688,24	9,7	511	815
62 Condylenbreite	64	392,79	10,2	296	470

Tabelle 7

Größenabhängige individuelle Variabilität

Dargestellt durch den geometrischen Differenzenquotienten der geometrischen Mittelwerte (Bezugsmaß: Basilarlänge)

Maße	Hunde (F. W.)		Pudel insg.		Wö.-Pud.-Bast.	
Gesamtschädel	N	Di. qu.	N	Di. qu.	N	Di. qu.
402 Profillänge	31	14,32	38	17,17	78	7,21
909 Rhinion-Opisthocranion	17	14,39	38	17,43	78	8,00
11 Condylobasallänge	34	14,86				
406 Jugalbreite	19	13,17	38	13,46	77	8,55
404 Nasion-Bregma	11	11,22	32	13,10	70	9,00
305 Staphylion-Hamulus	12	16,04	36	21,18	72	10,00
Gesichtsschädel						
303 Hinterrd Alv I¹-Hormion	31	16,04	31	13,45	76	9,50
304 Hinterrd Alv I¹-Staphyl.	31	15,64	38	18,20	76	7,32
403 Internasalnaht	12	18,09	37	27,65	76	8,74
504 Prosth.-Ectorbitalftstz.	26	14,18	31	7,99	78	6,45
507 Intraorbitalpkt.-Prosth.	29	14,75	38	20,26	78	7,24
506 Intraorbit.-Ectorbit.	27	18,55	31	18,49	78	13,25
701 Hinterrd Alv M²-Prosth.	32	12,93	38	16,02	78	6,37
705 aboral Alv. rd P⁴-Prosth.	33	13,46	38	17,94	78	7,08
13 Staphylion-Prosthion	31	15,42				
26 Schnauzenlänge	32	14,71				
33 Prosthion-Nasion	22	17,26				
52 Länge Backenzahnreihe	32	13,06				
53 Länge Praemolarenreihe	34	14,12				
54 Länge Molarenreihe	30	14,11				
55 Länge Reißzahnalveole	34	14,81				
56 Länge der Alveole des M¹	32	14,21				
408 Ectorbitalbreite	20	21,47	31	12,73	78	12,70
505 Augenenge	25	18,67	38	15,67	78	11,49
606 Breite Choanengrube	32	16,02	38	18,21	78	10,00
607 Breite Nasenhöhle	25	17,98	38	21,04	78	10,42
703 Gaumenbreite	30	14,00	38	13,92	78	6,59
706 Breite an Alv I³	28	14,55	36	16,41	78	9,77
707 Breite an Alv C	19	16,07	38	17,66	78	10,40
708 Breite an Alv P¹	29	16,73	31	13,41	77	8,93
47 Breite an Wangenlöchern	29	18,53				
66 Breite Reißzahnalveole	31	15,47				
67 Breite der Alveole des M¹	33	14,62				
Hirnschädel						
306 Staphylion-Basion	31	14,70	38	21,42	76	7,71
503 Basion-Ectorbitalftstz.	27	15,06	31	8,58	78	7,16
905 inn. Hirnhöhlenlänge	27	10,80	38	10,59	78	7,38
702 Hinderrd Alv M²-Basion	31	16,48	38	19,88	78	7,69
704 oraler Alv. rd P⁴-Basion	34	15,60	38	16,83	78	6,65
32 Basion-Nasion	16	11,46				
65 Staphylion-Opisthocranion	30	16,11				
38 Nasion-Jugularftstz.	20	16,32				
39 Nasion-Otion	24	14,09				
903 Opisthocranion-Jugulare	29	17,57	38	14,45	78	11,71
35 Bregma-Jugularftstz.	15	14,10				
36 Opisthocranion-Otion	32	15,81				
37 Bregma-Otion	16	12,88				
407 Jugularbreite	21	15,99	37	18,74	76	7,35
501 Breite an Bullae	28	14,88	37	13,49	77	6,41
608 Breite der Hirnkapsel	31	11,15	38	6,38	77	5,41
43 Breite Hinterhptdreieck	31	14,31				
62 Condylenbreite	34	16,69				

Tabelle 8

Größenunabhängige individuelle Variabilität und prozentuale Differenzen der Hunde der Feddersen Wierde gegenüber Pudeln

Dargestellt durch den größenunabhängigen geometrischen Differenzenquotienten und prozentuale Differenzen der Hunde der Feddersen Wierde gegenüber Pudeln (Bezugsmaß: Basilarlänge)

Maße	Hunde (F.-W.)		Pudel insg.		klein. Pud.		Wö.-Pud.-Bast.		Hunde(F.-W.)-Pudel	
	N	Di. qu.	N	Di. qu.	N	Di. qu.	N	Di. qu.	Hunde (F.-W.)-Pudel	
Gesamtschädel										
402 Profillänge	31	2,87	38	4,42	15	3,59	78	3,77	3,866	*
909 Rhinion-Opisthocranion	17	3,52	38	4,78	15	6,52	78	4,24	7,864	*
406 Jugalbreite	19	5,90	38	5,05	15	5,14	77	5,70	7,923	*
404 Nasion-Bregma	11	9,31	32	7,87	12	8,52	70	8,14	2,172	
305 Staphylion-Hamulus	12	12,08	36	7,67	14	10,85	72	6,84	0,8028	
Gesichtsschädel										
303 Hinterrd Alv I1-Hormion	31	4,95	31	8,50	8	8,44	76	6,50	— 1,481	
304 Hinterrd Alv I1-Staphyl.	31	3,31	38	5,18	15	3,46	76	4,23	1,160	
403 Internasalnaht	12	6,27	37	9,14	15	12,37	76	6,09	14,49	*
504 Prosth.-Ectorbitalftstz.	26	3,10	31	5,04	8	5,91	78	3,98	3,547	*
507 Intraorbitalpkt.-Prosth.	29	3,51	38	4,98	15	6,68	78	3,89	3,794	*
506 Intraorbit.-Ectorbit.	27	17,02	31	18,76	8	24,04	78	13,71	— 3,646	
701 Hinterrd Alv M2-Prosth.	32	2,68	38	3,47	15	3,68	78	3,08	0,4995	
705 aboral. Alv. rd P4-Prosth.	33	2,81	38	3,25	15	3,74	78	3,32	— 0,2129	
408 Ectorbitalbreite	20	13,79	31	9,92	8	10,52	78	10,18	— 0,5145	
505 Augenenge	25	9,72	38	10,17	15	9,75	78	9,15	4,671	*
606 Breite Choanengrube	32	10,45	38	11,19	15	13,39	78	9,13	4,060	*
607 Breite Nasenhöhle	25	12,52	38	7,03	15	7,77	78	8,48	0,2315	
703 Gaumenbreite	30	6,50	38	5,11	15	6,58	78	4,03	2,279	*
706 Breite an Alv I3	28	8,17	36	9,29	13	4,94	78	7,65	— 15,39	*
707 Breite an Alv C	19	10,41	38	10,71	15	11,36	78	8,25	— 2,362	
708 Breite an Alv P1	29	9,24	31	6,30	9	6,92	77	6,08	— 2,574	
Hirnschädel										
306 Staphylion-Basion	31	4,67	38	14,14	15	23,17	76	4,70	— 1,240	
503 Basion-Ectorbitalftstz.	27	4,32	31	3,95	8	3,02	78	4,02	2,026	*
905 inn. Hirnhöhlenlänge	27	4,16	38	3,75	15	4,18	78	4,77	1,119	
702 Hinterrd Alv M2-Basion	31	2,97	38	4,20	15	5,67	78	4,19	1,619	*
704 oraler Alv. rd P4-Basion	34	2,17	38	2,35	15	3,01	78	3,27	— 1,453	*
903 Opisthocranion-Jugulare	29	8,33	38	6,54	15	5,85	78	9,71	1,425	
407 Jugularbreite	21	7,09	37	9,62	15	10,08	76	6,32	— 10,15	*
501 Breite an Bullae	28	7,11	37	4,78	15	4,11	77	4,55	7,630	*
608 Breite der Hirnkapsel	31	8,27	38	6,30	15	6,17	77	4,62	10,70	*

Tabelle 9

Variabilitätsermittlung mittels des Differenzenquotienten der Relativwerte

(Bezugsmaß: Basilarlänge)

Maße	Hunde (F. W.)		Pudel insg.		Wö.-Pud.-Bast.	
Gesamtschädel	N	Di. qu.	N	Di. qu.	N	Di. qu.
402 Profillänge	31	2,62	38	4,67	78	3,89
909 Rhinion-Opisthocranion	17	2,96	38	4,95	78	4,24
11 Condylobasallänge	34	1,23				
406 Jugalbreite	19	5,60	38	6,93	77	5,11
404 Nasion-Bregma	11	12,94	32	9,50	70	8,71
305 Staphylion-Hamulus	12	12,24	36	7,29	72	6,82
Gesichtsschädel						
303 Hinterrd Alv I¹-Hormion	31	4,84	31	8,38	76	6,40
304 Hinterrd Alv I¹-Staphyl.	31	3,23	38	5,23	76	4,28
403 Internasalnaht	12	6,32	37	10,20	76	6,00
504 Prosth.-Ectorbitalftstz.	26	3,28	31	5,22	78	4,13
507 Intraorbitalpkt.-Prosth.	29	3,34	38	5,11	78	3,76
506 Intraorbit.-Ectorbit.	27	16,78	31	18,65	78	13,61
701 Hinterrd Alv M²-Prosth.	32	3,22	38	4,15	78	3,36
705 aboral. Alv. rd P⁴-Prosth.	33	3,01	38	3,08	78	3,43
13 Staphylion-Prosthion	31	2,98				
26 Schnauzenlänge	32	4,17				
33 Prosthion-Nasion	22	4,32				
52 Länge Backenzahnreihe	32	4,69				
53 Länge Praemolarenreihe	34	5,64				
54 Länge Molarenreihe	30	10,44				
55 Länge Reißzahnalveole	34	8,07				
56 Länge der Alveole des M¹	32	9,65				
408 Ectorbitalbreite	20	13,17	31	9,86	78	9,90
505 Augenenge	25	7,44	38	11,96	78	8,82
606 Breite Choanengrube	32	10,55	38	11,36	78	9,19
607 Breite Nasenhöhle	25	12,42	38	7,13	78	8,39
703 Gaumenbreite	30	6,55	38	6,97	78	4,44
706 Breite an Alv I³	28	7,50	36	10,31	78	7,68
707 Breite an Alv C	19	9,80	38	11,55	78	8,28
708 Breite an Alv P¹	29	9,23	31	6,30	77	6,10
47 Breite an Wangenlöchern	29	7,54				
66 Breite Reißzahnalveole	31	15,64				
67 Breite der Alveole des M¹	33	8,97				
Hirnschädel						
306 Staphylion-Basion	31	3,96	38	13,55	76	4,43
503 Basion-Ectorbitalftstz.	27	3,09	31	3,91	78	4,16
905 inn. Hirnhöhlenlänge	27	5,57	38	8,50	78	4,71
702 Hinterrd Alv M²-Basion	31	3,49	38	4,06	78	3,92
704 oraler Alv. rd P⁴-Basion	34	2,25	38	2,09	78	3,21
32 Basion-Nasion	16	3,30				
65 Staphylion-Opisthocranion	30	4,25				
38 Nasion-Jugularftstz.	20	3,47				
39 Nasion-Otion	24	3,90				
903 Opisthocranion-Jugulare	29	4,85	38	8,06	78	9,48
35 Bregma-Jugularftstz.	15	4,65				
36 Opisthocranion-Otion	32	5,81				
37 Bregma-Otion	16	7,67				
407 Jugularbreite	21	6,92	37	9,26	76	6,12
501 Breite an Bullae	28	7,13	37	7,14	77	5,19
608 Breite der Hirnkapsel	31	7,76	38	16,87	77	6,00
43 Breite Hinterhptdreieck	31	6,48				
62 Condylenbreite	34	7,94				

lungen ausbilden (vgl. STOCKHAUS 1965). Es ist auch nicht verwunderlich, daß man deshalb in früheren Jahrzehnten an Hand des Schädels eine Gliederung vor- und frühgeschichtlicher Hunde versucht hat. Man glaubte, vor- und frühgeschichtliche Hunderassen erkennen zu können und versuchte rezente Rassen auf diese „Altrassen" zurückzuführen (RÜTIMEYER 1862; STUDER 1901; HILZHEIMER 1912; ANTONIUS 1922; BRINKMANN 1923/24; ZEUNER 1967). Dabei wurden für die einzelnen Gruppen z. T. selbst verschiedene Stammarten gefordert (STUDER 1901; HILZHEIMER 1912). Bei der Annahme einer monophyletischen Abstammung dachte man z. T. an ausgestorbene dingoähnliche Wildhunde (z. B. DAHR 1936, 1942; siehe aber auch STUDER 1901). Heute gilt es jedoch als sicher, daß alle Hunderassen vom Wolf abstammen und die Verschiedenheiten zwischen ihnen allein als Domestikationsfolgen zu bewerten sind. Diese Ansicht ist vor allem durch die Forschungen von HERRE und Mitarbeitern weiter untermauert worden (siehe HERRE und RÖHRS 1973). Doch wurde die Ansicht, daß der Wolf die Stammart des Hundes sei, schon früher vertreten (z. B. ANTONIUS 1922; WERTH 1944; LA BAUME 1962).

Die Variabilität der Körpergröße

Innerhalb von Haustieren können erhebliche Größenunterschiede auftreten, mit denen aus allometrischen Gründen beachtliche gestaltliche Differenzen der Schädel in Zusammenhang stehen (KLATT 1913) (siehe Tab. 6, Abb. 4). Daher ist zunächst dem Größeneinfluß Aufmerksamkeit zuzuwenden.

Die Profillänge oder größte Schädellänge, ein den Schädel in seiner Länge erfassendes Maß, sei ausgewählt, um die Variabilität in der Größe zu erkennen: Bei den Hunden von der Feddersen Wierde läßt sich für sie ein geometrischer Differenzenquotient von 14.32 errechnen. Die mittlere Variabilität innerhalb einer repräsentativen „Population", die aus Beständen von Wölfen, Großpudeln und Wolfspudeln F 1 ermittelt wurde, zeigt nur einen Wert von 7.21, d. h., die Unterschiede zwischen zwei beliebigen Hunden aus der Feddersen Wierde sind im Durchschnitt etwa doppelt so groß wie die Unterschiede zwischen zwei beliebigen Tieren einer solchen „Population" (siehe Tab. 7).



Abb. 4. Hundeschädel unterschiedlicher Größe von der Feddersen Wierde (Vergleichsstrecke: 10 cm)

Aus diesem Vergleich könnte man schließen, daß innerhalb der Hunde von der Feddersen Wierde verschiedene Rassen vorhanden waren, deren unterschiedliche Körpergröße sich in diesem hohen Wert für das Variabilitätsmaß zu erkennen gäbe. Betrachtet man aber die Kieler Zuchtgruppe von kleineren Pudeln, so stellt man fest, daß dort Zwerg- und Kleinpudel als Wurfgeschwister vorkommen, erhebliche Größenschwankungen also schon im engen Verwandtschaftsbereich auftreten können. Berechnet man den Differenzenquotienten innerhalb der Gesamtpudelgruppe (kleinere Pudel und Großpudel), so bekommt man einen Wert von 17.17. Die moderne Rasse der Pudel weist also eine ähnlich hohe Größenvariabilität auf. Der Wert von 14.32 für die Hunde der Feddersen Wierde braucht daher nicht durch verschiedene, unterschiedlich große Rassen verursacht zu sein. Das entspricht den Angaben Räbers (1971) über die Größenvariabilität von Schweizer Hunderassen.

An der Variabilität innerhalb der Hunde aus der Feddersen Wierde läßt sich ablesen, daß keine bestimmte Körpergröße bei den Tieren bevorzugt wurde. Es erfolgte auch keine Auswahl verschiedener Größengruppen. Das zeigt eine Häufigkeitsverteilung der Profillänge von 37 Individuen aus der Feddersen Wierde, die sich der Normalverteilung nähert. Das bedeutet gleitende Variabilität. Die verhältnismäßig hohe Variabilität in der Größe bei den Hunden aus dieser vorgeschichtlichen Siedlung kann demnach nicht als Beleg für das Bestehen zweier oder mehrerer Rassen angesehen werden (vgl. Ueck 1961).

An den Extremitätenknochen ist diese allgemeine Größenvariabilität ebenfalls sehr deutlich, doch sind hier auch extrem kleine Knochen — wenn auch in sehr geringer Anzahl — bemerkenswert. Einige davon sind als zierlich zu bezeichnen. Sie dürfen einer Zwergform zugerechnet werden. Zwerghunde sind seit der Jungsteinzeit bekannt (Nobis 1962). Besonders kleine Hunde dieser Zeit faßte man früher unter der Form *Canis* f. spalleti zusammen (Zeuner 1967). Es ist einsichtig, daß man bei so frühem Auftreten einer kleinen Form diese nicht auf Züchtung zurückführen darf. Zwergformen treten allerdings vermehrt mit dem Vordringen der Römer und im frühen Mittelalter auf (Nobis 1955; Lüttschwager 1965; Wendt 1967). Auch in Haithabu sind in jüngster Zeit zahlreiche Reste von kleinen Hunden gefunden worden. Die zugehörigen Extremitätenknochen weisen aber z. T. ganz unterschiedliche Proportionen auf (Wendt 1974). In der Feddersen Wierde fand man neben wohlproportionierten auch sehr kurze, vergleichsweise dicke Knochen, die z. T. leicht gekrümmt sind. Damit sind Hinweise für das gelegentliche Auftreten dachshundähnlicher Individuen gegeben. Es sei aber bemerkt, daß kurzbeinige Tiere gelegentlich sogar innerhalb einer Zuchtgruppe auftreten können, wie sich bei Hallstromhunden des Instituts für Haustierkunde der Universität Kiel zeigte (Schultz 1969; siehe auch Herre 1974).

In diesen Merkmalen Anzeichen für eine Aufgliederung in Rassen sehen zu wollen, verbietet sich nach den oben an Hand des Schädels gewonnenen Erkenntnissen. Die Ursache für die unterschiedliche Größe und Form der Extremitätenknochen muß ebenfalls als ein Zeichen starker allgemeiner Variabilität gewertet werden.

Größenunabhängige Vergleiche der Variabilität

Klatt (1913) hat sich ausführlich mit den Proportionsveränderungen befaßt, die allein auf Grund von Größenunterschieden am Schädel auftreten können. Diese unterschiedliche Proportionierung ist physiologisch bedingt und kann allometrisch erfaßt werden. Bildet man die Schädel verschieden großer Vertreter der gleichen Hunderasse in gleicher Größe ab, so erkennt man außerordentlich starke Formverschiedenheiten (Abb. 5). Derartige Formdifferenzen zwischen verschieden großen Tieren einer Rasse

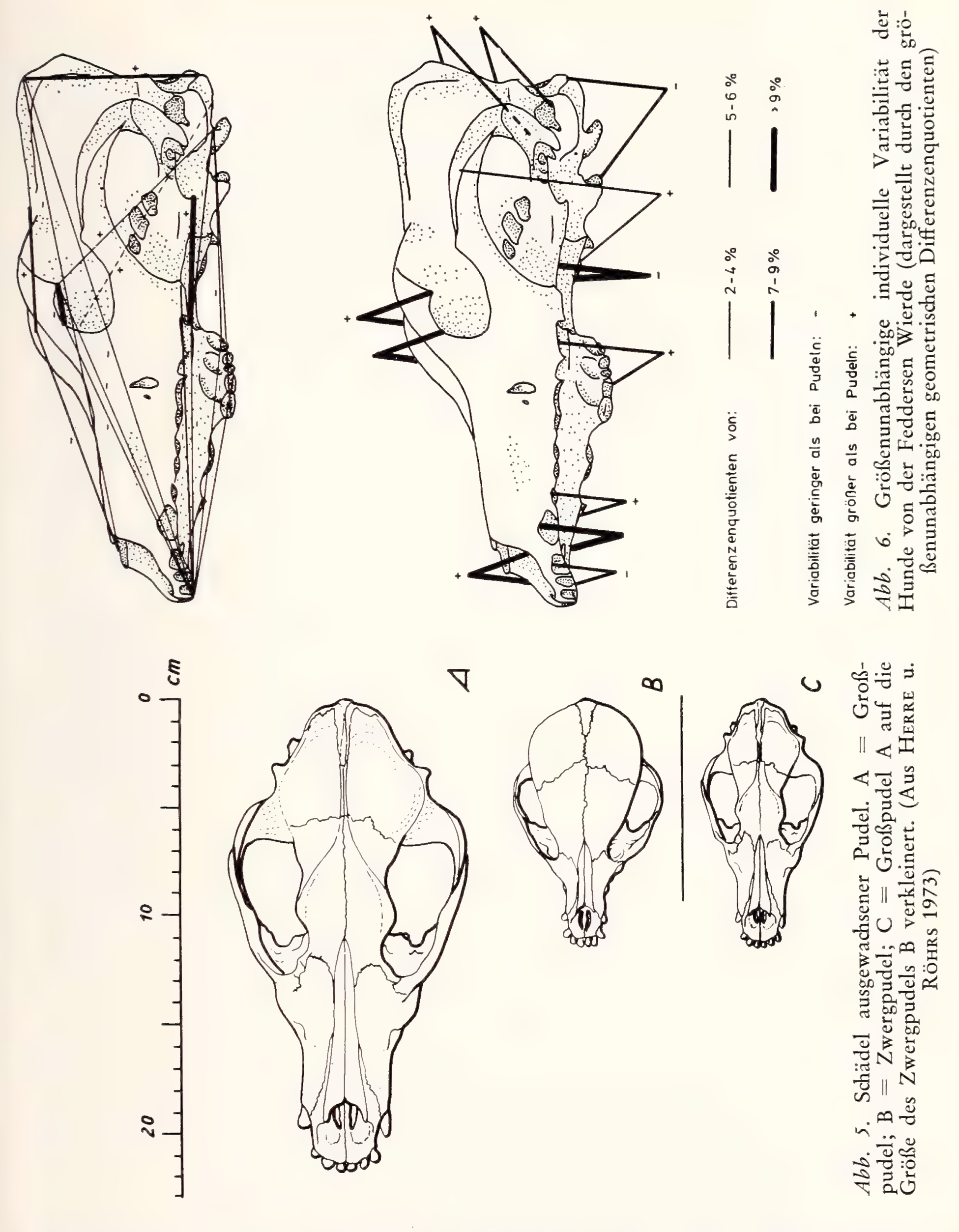


Abb. 5. Schädel ausgewachsener Pudel. A = Großpudel; B = Zwergpudel; C = Großpudel A auf die Größe des Zwergpudels B verkleinert. (Aus Herre u. Röhrs 1973)

Abb. 6. Größenunabhängige individuelle Variabilität der Hunde von der Feddersen Wierde (dargestellt durch den größenunabhängigen geometrischen Differenzenquotienten)

dürfen nicht mit Rassenunterschieden verwechselt werden. Wenn züchterische Trennung in Rassen nachgewiesen werden soll, ist zu prüfen, ob sich am Schädel noch andere Merkmale als eine starke Größenvariabilität erkennen lassen. Deshalb soll im folgenden die größenunabhängige Variabilität betrachtet werden, die man als Formvariabilität bezeichnen kann. Der dazu erforderliche Ausschluß größenbedingter Variabilität erfolgte mit Hilfe der Allometriegeraden der Pudel.

Zur Erfassung der Schädelproportionen wurden verschiedene ausgewählte Maßkombinationen benutzt (Tab. 8, 9). Als Bezugsmaß diente die Basilarlänge. Wird die

Variabilität der Hunde von der Feddersen Wierde mit der mittleren Variabilität, wie sie sich innerhalb von Großpudeln, Wölfen und Wolfspudeln F1 errechnet, verglichen, dann fällt auf, daß die Hunde aus der Feddersen Wierde in großen Bereichen des Schädels sogar eine etwas stärkere Einheitlichkeit zeigen (Tab. 8). Das gilt insbesondere für die Längenmaße. Dabei ist es gleichgültig, ob es sich um Meßstrecken am Gesichts- oder Hirnschädel handelt, oder ob sie zur Kennzeichnung des Gesamtschädels dienen. Die Breitenmaße sind dagegen bei den Hunden aus der Feddersen Wierde meist variabler als die Längenmaße. Auch innerhalb einer mittleren rezenten „Population", die hier mit Hilfe von Wölfen, Großpudeln und deren F1-Bastarden ermittelt wurde, sind die Breitenmaße variabler als die Längenmaße, aber weniger stark.

Stockhaus (1965) konnte zeigen, daß im Hausstand eine Variabilitätserhöhung gegenüber der Wildform auftritt. Es werden aber insgesamt kaum Unterschiede in der Stärke der Variabilität zwischen einem primitiven Hundebestand und einer mittleren rezenten „Population" erkennbar.

Beim Variabilitätsvergleich der Hunde von der Feddersen Wierde mit den Individuen innerhalb der Gesamtpudelgruppe, wobei aus zwei Pudelschlägen die mittlere Variabilität errechnet wurde, erkennt man abermals die Einheitlichkeit der Hunde von der Feddersen Wierde, zeigt sich doch innerhalb der Gesamtpudelgruppe meist noch eine stärkere Variabilität als innerhalb einer „mittleren Hundepopulation", wie sie oben besprochen wurde. Das gilt besonders für die Längenmaße, während die Variabilität in der Breite innerhalb Großpudeln und kleineren Pudeln vornehmlich zwischen jener in der Untersuchungsgruppe und jener innerhalb einer „mittleren Population" liegt. Insgesamt läßt sich für die Pudel jedoch nicht eine solche Einheitlichkeit — verhältnismäßig geringe Variabilität der Längenmaße, stärkere Variabilität der Breitenmaße — erkennen. Der für die kleineren Pudel allein errechnete Differenzenquotient zeigt, daß bei ihnen die Variabilität allgemein am höchsten ist. Schon Stockhaus (1965) stellte fest, daß mit der Verkleinerung der Schädelmaße eine Zunahme der relativen Variabilität verbunden ist.

Es seien noch einige Maße näher betrachtet (Tab. 8): Die Strecke ‚Staphylion—Basion' (306), ein medianes Längenmaß des Neurocranium, läßt bei den kleineren Pudeln und nicht zuletzt dadurch bedingt auch bei der Gesamtpudelgruppe eine extrem hohe Variabilität erkennen. Es zeigt sich daran, wie wenig einheitlich eine moderne Hunderasse sein kann. Einzelwandlungen bilden die wichtigste Grundlage für Formveränderungen und Formvariabilität. Der verhältnismäßig einheitliche Rahmen kann ganz unterschiedliche Einzelteile beinhalten.

Die Strecken ‚Nasion—Bregma' (404) und ‚Staphylion—Hamulus' (305), Maße, welche die Grenze zwischen Hirn- und Gesichtsschädel kennzeichnen, zeigen in allen 4 Gruppen eine erhebliche Variabilität. In diesem Bereich sind auch die Breitenmaße besonders variabel (Ectorbitalbreite, 408; Augenenge, 505; Choanenbreite, 606). Insgesamt wird damit eine gewisse Variabilität in der Lagebeziehung der beiden Schädelteile zueinander deutlich. Festzuhalten ist, daß in diesem Merkmal die Variabilität der vorgeschichtlichen Hunde höher ist als bei den 3 Vergleichsgruppen. Die Vermannigfaltigung bei diesen vorgeschichtlichen Hunden erfaßt neben den Differenzen in der Schädelbreite also besonders den Grenzbereich zwischen den beiden Schädelteilen (Neuro- und Splanchnocranium).

Die Abb. 6 veranschaulicht diese Variabilitätsverhältnisse in der Untersuchungsgruppe, ausgedrückt durch die Differenzenquotienten. Vergleicht man die Formvariabilität der Hunde von der Feddersen Wierde mit der innerhalb der Gesamtpudelgruppe, dann fällt die im allgemeinen größere Einheitlichkeit dieser vorgeschichtlichen Hunde insbesondere bei zahlreichen Längenmaßen auf (gekennzeichnet

durch –). In den Breitenmaßen ist dagegen die Variabilität der Hunde aus der Feddersen Wierde gegenüber den Pudeln leicht erhöht (gekennzeichnet durch +). Das bedeutet insgesamt, daß bei den Hunden von der Feddersen Wierde die Formvariabilität nicht durch Rassenunterschiede erhöht sein muß, diese Hunde also nicht in verschiedene Rassen aufzugliedern sind.

Legt man durch den geometrischen Mittelpunkt einer Stichprobe die Isometriegerade, so wird damit eine gleichsinnige Änderung von Vergleichsmaß und Bezugsmaß postuliert. Der Vergleich der Differenzenquotienten der Hunde von der Feddersen Wierde bei solch relativer Betrachtung mit denen für die errechnete Gerade läßt ähnliche Verhältnisse deutlich werden sowohl in den Breitenmaßen als auch in den Längenmaßen (Tab. 9). Das gilt auch für die beiden Vergleichsgruppen. Es erscheint daher berechtigt, hier weitere Maße einzuordnen, für die keine Vergleichsmöglichkeiten in anderen Gruppen gegeben sind, für die also nur die relative Variabilität erfaßt werden kann. Die Maßvariabilität läßt sich verhältnismäßig zwanglos einordnen: Die Breitenmaße sind sehr variabel, Längenmaße sehr viel weniger; Maße, welche die Schädelhöhe charakterisieren, liegen in ihrer Variabilität dazwischen. Auffällig ist die starke Variabilität in Zahnmaßen und Zahnreihenmaßen. Über eine Variabilitätserhöhung im Bereich der Zähne beim Hund berichten STOCKHAUS (1962, 1965) und FLEISCHER (1967).

Die Variabilität der Bezahlung

Die Variabilität in der Bezahnung betrifft nicht nur die Zahngröße, sondern auch die Zahnzahl, die für *Canis lupus* normalerweise $\frac{3142}{3143}$ beträgt. So wird beim Hund auch öfter als bei seiner Stammart Poly- und Oligodontie beobachtet. Dabei ist die Abnahme der Zahnzahl in der Regel häufiger als die Zunahme (BOESSNECK et al. 1971). Die Veränderungen betreffen vornehmlich funktionsmäßig untergeordnete Zähne, also P^1_1, P^2_2 und M_3 (s. auch BOESSNECK 1955, 1958).

Am vorliegenden Material stellte ich an 6 Calvarien eine Polyodontie fest. Es handelte sich dabei stets um P^1. In einem Fall war der Zahn selbst erhalten. Er hatte eine anormale stiftartige Form. Insgesamt 18 Calvarien fehlten Zähne (Tab. 4). Dabei handelte es sich aber mit Sicherheit in vielen Fällen nicht um Oligodontie, sondern um einen Zahnverlust im Laufe des Lebens. Zahnverlust wurde stets angenommen, wenn funktionell wichtige Zähne fehlten, und gleichzeitig die Lage der entsprechenden Alveolen an porösen Aufrauhungen des Kiefers kenntlich waren (vgl. HILZHEIMER 1906, zit. n. WAGNER 1930, S. 63). Eine porös verwachsene Alveole allein darf aber nicht als Merkmal für Zahnverlust gelten, da es sich hierbei auch um verwachsene Milchzahnalveolen handeln kann. Es läge dann eine Oligodontie lediglich im Ersatzgebiß vor. Dies konnte an Schädeln von Nackthunden (Sammlung des Instituts für Haustierkunde der Universität Kiel) überprüft werden, die bekanntlich durch ein reduziertes Gebiß gekennzeichnet sind (LEMMERT 1971). Tabelle 4 zeigt, daß nur bei 4 von diesen 18 Calvarien Oligodontie wahrscheinlich ist, fehlten doch bei ihnen nur unbedeutendere Zähne, nämlich einer oder höchstens zwei der kleineren Praemolaren (P^{1-3}). Da bei diesen Calvarien auch keine verwachsenen Alveolen zu erkennen waren, und ferner alle Incisiven noch vorhanden waren, die im Alter als erste ausfallen, ist ein Zahnverlust um so weniger wahrscheinlich.

Am Unterkiefer zeigten sich in der Bezahnung etwa die gleichen Besonderheiten. Variationen in der Anzahl der Zähne traten besonders an funktionell weniger wichtigen Zähnen auf, also vor allem an den ersten Praemolaren und dem letzten Molaren.

Sowohl an den Ober- als auch an den Unterkiefern dieser vorgeschichtlichen Hunde waren individuell ganz unterschiedliche Abstände der Zähne voneinander festzustellen. An 2 Schädeln konnte eine starke Kulissenstellung beobachtet werden ($P^{2/3}$ und $P^{3/4}$). Wenn solche Veränderungen sich auch schon bei Wölfen andeuten können (Stockhaus 1965), so sind sie beim Hund, der als Haustier eine stärkere Variabilität zeigt, doch sehr viel häufiger.

Insgesamt läßt sich bei den untersuchten prähistorischen Hunden eine nicht unbeträchtliche Variabilität in der Bezahnung feststellen. Auch hierin drückt sich die Formvariabilität der Hunde von der Feddersen Wierde aus.

Die Variabilität der Ohrstellung

Ein weiteres Kennzeichen für die Formvariabilität ist in der Ohrstellung gegeben. Vau (1938), der diese Verhältnisse näher untersucht hat, stellt fest, daß insbesondere der in dorsale Richtung weisende Winkel zwischen der Medianebene des Schädels und der Verlaufsrichtung des Meatus acusticus externus (Höhenwinkel nach Vau) mit der Ohrstellung korreliert ist. Kleinere Höhenwinkel deuten auf Stehohrigkeit, größere auf Hängeohrigkeit hin. Die Untersuchung von 32 Hundeschädeln aus der Feddersen Wierde, die verschiedenen Größenklassen zugeordnet wurden, zeigt, daß sich in jeder Gruppe größere und kleinere Höhenwinkel feststellen lassen (Tab. 5). Damit darf angenommen werden, daß in dem Bestand von der Feddersen Wierde sowohl Tiere mit Stehohren als auch solche mit Hängeohren vorkamen. Das gleichzeitige Auftreten beider Merkmale in einer Population ist auch von Pariahunden bekannt (siehe R. u. R. Menzel 1960).

Größenunabhängige Differenzen zu einer modernen Hunderasse

Für eine ausreichende Charakterisierung der Hunde von der Feddersen Wierde soll nun noch ein Vergleich der größenunabhängigen Unterschiede dieses Bestandes zu einer beispielhaft ausgewählten modernen Hochzuchtrasse, nämlich den Pudeln erfolgen. Trotz der z. T. hohen Formvariabilität, welche die Schädel der als durchgezüchtet geltenden Pudel kennzeichnet, verkörpern die Hunde dieser Rasse doch einen sogenannten fest umrissenen Typ. Es drängt sich die Frage auf, wie die Hunde aus der Feddersen Wierde vom Typ Pudel unterschieden sind.

Die Berechnungen ergeben, daß die untersuchten prähistorischen Hunde auf allen Größenstufen folgende signifikante Unterschiede aufweisen (Abb. 7): Im dorsalen Schädelbereich sind es vor allem die Internasalnaht (14 %), die Profillänge (4 %), die Strecken ‚Rhinion-Opithokranion' (8 %) und ‚Prosthion-Intraorbitalpunkt' (4 %), in denen die Hunde aus der Feddersen Wierde größer als Pudel sind. Da die Strecke ‚Rhinion-Opisthokranion' sehr viel länger als die Internasalnaht ist, erklärt sich die soviel geringere Zunahme (6 %) dieser Strecke gegenüber der Internasalnaht damit, daß gestaltliche Unterschiede gegenüber Pudeln vornehmlich im Bereich der Nasalia vorliegen, der hintere dorsale Schädelbereich jedoch in seiner Länge ziemlich den Pudeln gleicht. Die Nasalia der Hunde von der Feddersen Wierde reichen weiter nach vorn, die Pudel sind im Vergleich zu ihnen ein wenig kurzschnäuziger. Ein weiterer Hinweis für eine längere Schnauzenpartie bei diesen vorgeschichtlichen Hunden ist die größere Länge der Strecke ‚Prosthion-Intraorbitalpunkt'. Dabei ist die Schnauze im basalen Bereich verhältnismäßig schmal, signifikant jedoch nur in der Breite zwischen den Incisiven. Der geringere Abstand zwischen den I^3 bei den Hunden aus der Feddersen Wierde kann hier aber nur bedingt angeführt werden, da in der Vergleichsgruppe Zahnmaße, in der Untersuchungsgruppe jedoch Alveolenmaße genommen wurden.

—— Hunde aus F.-W. größer

- - - Hunde aus F.-W. kleiner

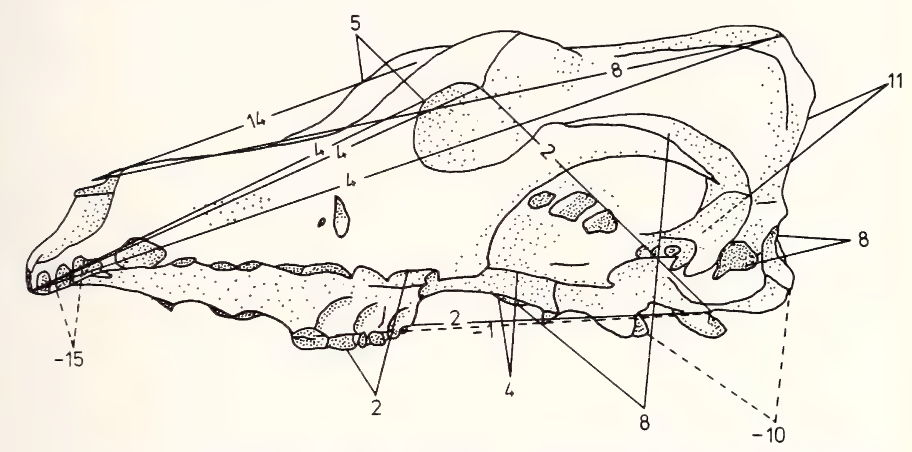


Abb. 7. Prozentuale Differenzen zwischen Hunden von der Feddersen Wierde und Pudeln

Im Hirnschädelbereich erweisen sich die Hunde aus der Feddersen Wierde als breit, verglichen mit Pudeln. Anzeichen hierfür geben besonders die um 8 % größere Jugalbreite, die um 11 % größere Breite des Hirnschädels und die um 8 % größere Breite zwischen den Bullae tympanicae.

An der Schädelbasis liegen die Verhältnisse anders. Auffällig ist der im Vergleich zu Pudeln sehr viel geringere Abstand zwischen den Jugularfortsätzen bei diesen prähistorischen Hunden. Davon abgesehen sind an der Schädelbasis die Differenzen durchweg geringer als in den übrigen Schädelbereichen: Die Strecke ‚Hinterrand der Alveole des M^2-Basion' ist bei den Hunden aus der Feddersen Wierde etwas länger, die Strecke, Oraler Rand der Alveole des P^4-Basion, dagegen etwas kürzer als bei den Pudeln. Das bedeutet, daß die Unterschiede zwischen Pudeln und Hunden von der Feddersen Wierde im Bereich der Reißzähne liegen. Die Reißzahnregion der vorgeschichtlichen Hunde ist kleiner.

Insgesamt kann man feststellen, daß die Hunde aus der Feddersen Wierde verglichen mit Pudeln eine längere Schnauze besitzen und daß ihr Hirnschädel durch eine größere Breite ausgezeichnet ist. Gegenüber den Pudeln stellen sie eine in sich geschlossene Formengruppe bei nicht unbeträchtlicher Größenvariabilität dar.

Schlußbetrachtung

Am Knochenmaterial von der Feddersen Wierde ließ sich in vielfacher Weise ermitteln, daß die prähistorischen Menschen im norddeutschen Raum keine Zuchtgruppen innerhalb eines Bestandes gegeneinander abgrenzten, also keine Zucht verschiedener Rassen in der gleichen Siedlung trieben:

1. Das Material stammt von mindestens 82 vorwiegend adulten und z. T. auch alten Tieren. Jungtiere sind unterrepräsentiert. Die sich daraus ergebende Fundlücke kann noch nicht gedeutet werden. Sie macht aber schon deutlich, daß die wirkliche Individuenzahl höher war. Dennoch dürfte die Zahl der Hunde, die gleichzeitig in der Siedlung gelebt haben, zu gering gewesen sein, als daß man mit ihnen gezielte Zucht hätte treiben können.

2. Die Variabilität in der Größe ist beachtlich, tritt aber in vergleichbarer Weise bei modernen Hunderassen auf.
3. Die Formvariabilität der Schädel ist verhältnismäßig niedrig. Daher ist nicht anzunehmen, daß in ihr Formunterschiede zwischen verschiedenen Rassen enthalten sind, zumal selbst innerhalb einer modernen Rasse eine beachtliche Formvariabilität auftreten kann. Das bestätigt GOERTTLER (1966) für den Neufundländer und ist auch den Angaben RÄBERS (1971) zu entnehmen.
4. Die Betrachtung des postcranialen Skeletts ergibt zwar Unterschiede, aber keine eindeutigen Hinweise für Rassenzucht.
5. Relativ häufige Verletzungen an Knochen sind Anzeichen für geringe Pflege und Fürsorge, die auf diese Tiere verwandt wurde. Mißbildungen am Schädel legen jedoch die Annahme nahe, daß die Tiere z. T. Hütehunde waren. Eine solche Tätigkeit ist mit einer Wertschätzung dieser Tiere durch den Menschen verbunden. Als Anzeichen hierfür darf auch gelten, daß die Hunde nicht zur Nahrung dienten.
6. Die Hunde aus der Feddersen Wierde stellen einen ziemlich einheitlichen Typ dar. Die sich ergebenden Gestaltunterschiede lassen sich weitgehend als Größenabhängigkeiten deuten.

Es ist bekannt, daß bei modernen Rassen ein Typ innerhalb kürzerer Zeiträume den Vorstellungen der Züchter entsprechend abgewandelt wird (RÄBER 1971; HERRE 1972), daß aber auch in verschiedenen Gegenden eine gleich benannte Rasse Unterschiede aufweisen kann. Um festzustellen, ob in vorgeschichtlicher Zeit Unterschiede in räumlich getrennten Populationen vorhanden waren, wie es REICHSTEIN (1973) für Rinder nachweisen konnte, wäre es erforderlich, die Hunde der Feddersen Wierde mit prähistorischen Hunden aus räumlich entfernten Siedlungsgrabungen zu vergleichen. Doch liegt dafür bisher nur ungenügendes Material vor. Die wenigen gut erhaltenen Schädel aus Manching (OBERDORFER 1959; PETRI 1961) und Kösching (OBERDORFER 1959) erlauben einen solchen Vergleich nicht; es ergeben sich erste Anhaltspunkte, wenn man in der Profillänge gleich große Schädel aus der Feddersen Wierde mit diesen vergleicht. Es zeigt sich dann beispielsweise, daß alle vergleichbaren Hunde aus der Feddersen Wierde eine größere Gaumenbreite aufweisen. Damit deutet sich für diese Hunde an, daß sie im Schädel bei gleicher Länge breiter sind als diese vorgeschichtlichen Hunde Bayerns. Ein ähnlicher Vergleich kann mit den Barsbeker Hunden (Schleswig-Holstein) angestellt werden, die NOBIS (1950) untersucht hat. Alle Tiere aus der Feddersen Wierde, die entsprechend ihrer Profillänge in den Variationsbereich der Barsbeker Hunde fallen, zeigen in ihrer Gaumenbreite einen besonders nach oben erweiterten Streuungsbereich. Aber nur eine gründliche vergleichende Untersuchung könnte den Nachweis erbringen, ob hier wirklich räumliche Verschiedenheiten vorliegen.

Alle sicheren Befunde sprechen indessen dafür, daß es sich bei den Hunden von der Feddersen Wierde um Angehörige einer Landrasse mit breiter Variabilität in verschiedendenen Merkmalen handelte (siehe HERRE et al. 1961/62). Beispiele für solche Landrassen stellen Dingos und Hallstromhunde dar, bei denen ebenfalls ein deutlicher Typ erkennbar ist, die aber gleichzeitig eine gewisse Variabilitätserhöhung, z. B. in der Fellfärbung, aufweisen (SCHULTZ 1969). Auch HERRE (1972) nennt Beispiele für solche Typenbildung in Landrassen. Die bereits erwähnten Pariahunde sind ebenfalls hier anzuführen. Sie sind ein Beispiel, daß solche Typen nicht in jedem Falle Ausdruck rassischer Untergliederung sind, da bei ihnen keine Abgrenzung durch den Menschen erfolgt.

Die Hunde der Feddersen Wierde dürften eine pariaartige Population dargestellt haben. Infolge ihrer verhältnismäßig breiten Schädel bei erkennbarer Langschnäuzigkeit entsprächen sie etwa den von R. u. R. MENZEL (1960) unterschiedenen Typen „schwere Mittelform“ oder „leichte Mittelform“. Im Unterschied zu

heutigen Pariahunden ist aber das vereinzelte Vorkommen recht kleiner Hunde in der Feddersen Wierde auffällig. Das darf als Zeichen für eine gewisse vor natürlicher Auslese schützende Betreuung durch den Menschen gelten. Durch diese Überlegung wird deutlich, daß es sich in der Feddersen Wierde vermutlich um „echte“ Haustiere gehandelt hat. Die Untersuchung am Schädel zeigt aber, daß es bei ihnen am gleichen Ort noch nicht infolge züchterischer Abtrennung und Auslese zur Rassenbildung gekommen ist.

Zusammenfassung

An Knochenfunden von Hunden aus einer prähistorischen norddeutschen Wurtensiedlung (Feddersen Wierde) wurde folgendes ermittelt:

1. Die Knochenfunde — insgesamt 1581 Knochen und Knochenstücke — lassen sich mit Sicherheit 82 Individuen zuordnen (Mindestindividuenzahl). Die Zahl der Tiere, die gleichzeitig in der Siedlung gelebt haben, muß gering gewesen sein.
2. Es lassen sich an den Knochen keine Merkmale feststellen, die darauf hindeuten, daß Hunde verzehrt wurden.
3. Die Alterszusammensetzung läßt erkennen, daß der Anteil älterer Tiere beträchtlich ist. Jungtiere sind unterrepräsentiert.
4. Mehrere Knochen weisen Verwachsungen auf, die auf Verletzungen hindeuten; z. T. mögen diese durch ausschlagendes Vieh verursacht sein. Damit sind Hinweise auf die Verwendung dieser Hunde gegeben.
5. Die Variabilität in der Körpergröße der Hunde von der Feddersen Wierde ist groß, doch ist eine ähnlich hohe Variabilität bei modernen durchgezüchteten Rassen feststellbar.
6. Das Ausmaß der größenunabhängigen Variabilität (Formvariabilität) läßt nicht auf Rassenunterschiede innerhalb der Hunde der Feddersen Wierde schließen, da moderne Pudel eine ähnlich hohe Variabilität aufweisen. Die Variabilität der Schädel von Hunden aus der Feddersen Wierde ist in den Breitenmaßen in der Regel stärker als in den Längenmaßen.
7. Die Variabilität in der Bezahnung ist nicht unbeträchtlich und wird als weiteres Merkmal für die Formvariabilität erörtert. Zahnvermehrungen und -verringerungen treten besonders an funktionell weniger wichtigen Zähnen auf.
8. Die Formvariabilität drückt sich ferner in der Ohrstellung aus: sowohl Steh- als auch Hängeohrigkeit kamen nebeneinander vor.
9. Im Vergleich zu Pudeln stellen die Hunde der Feddersen Wierde einen eigenen Typ dar, der durch verhältnismäßige Langschnäuzigkeit bei größerer Breite, insbesondere im Hirnschädel, ausgezeichnet ist.
10. Alle Ermittlungen an den Knochen deuten darauf hin, daß die vorgeschichtlichen Menschen in Norddeutschland keine Zuchtgruppen innerhalb eines Bestandes gegeneinander abgrenzten, also keine Rassenzucht trieben. Der Hundebestand der Feddersen Wierde darf einer pariaartigen Landrasse zugeordnet werden.

Summary

The dogs of the prehistoric settlement Feddersen Wierde

The following results were obtained by bones of dogs, which were found in early historical sites of a northern german settlement (Wurtensiedlung Feddersen Wierde):

1. The bone findings — all together 1581 bones and bone fragments — come from confidently 82 individuals (minimum number). The number of animals, which lived at the same time in the settlement, must have been low.
2. The bones do not show any symptoms, upon which one could assume, that dogs have been eaten by man.
3. The age distribution indicates, that older animals are numerous. Juveniles are underrepresented.
4. Several bones exhibit deformations, which point to injuries. Partly these injuries may be caused by lashing out of cattle. That points to the utilization of these dogs.
5. In the dogs of Feddersen Wierde, there is a high variability in size, but in modern improved breeds, there can be established a similar high variability.

6. The degree of the size independent variability (variability of shape) within the dogs from Feddersen Wierde is not due to race differences, for modern poodles exhibit a similar high variability.Usually the variability of the skulls of dogs from Feddersen Wierde is more considerable in measurements of cranial width than in measurements of cranial length.
7. The variability of the dentition is not inconsiderable, and it is discussed as a further indication for the variablity of shape. Increase and decrease of the number of teeth especially occurs in those teeth, which have less important functions.
8. Furthermore, the variability of shape becomes evident in the posture of the ears. Erect ears appeared as well as drooping ears.
9. Compared with poodles the dogs from Feddersen Wierde represent a special type, which is distinguished by a relative long snout in connexion with a larger width especially in the brain skull.
10. All results obtained by these bones indicate, that the early people in northern Germany did not separate breeding groups within a stock. That means, they did not keep different breeds. The stock from Feddersen Wierde can be associated with a pariah-like land-breed.

Literatur

AMBROS, C. (1969): Bemerkungen zur Auswertung der Tierknochen aus Siedlungsgrabungen. Archäologie und Biologie, Forschungsberichte **15**, 76—87.

ANTONIUS, O. (1922): Grundzüge einer Stammesgeschichte der Haustiere. Jena.

BERGE, S. (1959): Historische Übersicht über Zuchttheorien und Zuchtmethoden bis zur Jahrhundertwende. In: HAMMOND, J.; JOHANSSON, I.; HARING, F. (Hrsg.): Handbuch der Tierzüchtung **2**, 1—24, Hamburg - Berlin.

BOESSNECK, J. (1955): Angeborene Oligodontie bei vor- und frühgeschichtlichen Haustieren, sowie ein Beitrag zur Frage der Oligodontie bei Haustieren und ihren Wildverwandten. Tierärztl. Umschau **10**.

— (1962): Die neuen Tierknochenfunde aus dem keltischen Oppidum bei Manching im Vergleich mit den früheren. Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol. 77, 47—61.

BOESSNECK, J.; DAHME, E. (1958): Palaeopathologische Untersuchungen an vor- und frühgeschichtlichen Haustierfunden aus Bayern. Tierärztl. Umschau **14**.

BOESSNECK, J.; VON DEN DRIESCH, A.; MEYER-LEMPPENAU, U.; WECHSLER VON OHLEN, E. (1971): Die Tierknochenfunde aus dem Oppidum von Manching. In: W. KRÄMER (Hrsg.): Die Ausgrabungen in Manching **6**. Wiesbaden.

BOHLKEN, H. (1962): Probleme der Merkmalsbewertung am Säugetierschädel, dargestellt am Beispiel des *Bos primigenius* Bojanus 1827. Morph. Jahrb. **103**, 509—661.

BRENTJES, B. (1971): Zur Stellung von Wolf und Hund im Alten Orient. Das Pelzgewerbe **21**, 12—32.

BRINKMANN, A. (1923—24): Canidenstudien V—VI. Bergens Museums Aarbok, Naturv. raekke **7**.

BÜCKNER, H.-J. (1971): Allometrische Untersuchungen an den Vorderextremitäten adulter Caniden. Zool. Anz. **186**, 11—46.

CHAPLIN, R. E. (1971): The Study of Animal Bones from Archaelogical Sites. London-New York.

DAHR, E. (1936): Studien über Hunde aus primitiven Steinzeitkulturen in Nordeuropa. Lunds Universitets Aarsskrift. N. F. Avd. 2, **32**.

— (1942): Über die Variation der Hirnschale bei wilden und zahmen Caniden. Ein Beitrag zur Genealogie der Haushunde. Arkiv för Zoologi **33** A.

DEGERBØL, M. (1961/62): Der Hund, das älteste Haustier Dänemarks. Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol. **76**, 334—341.

DUERST, J. U. (1926): Vergleichende Untersuchungsmethoden am Skelett bei Säugern. In ABDERHALDEN: Handb. d. biol. Arbeitsmethoden Abt. VII. Bern.

EPSTEIN, H. (1971): The Origin of the Domestic Animals of Africa. **I.** Leipzig.

FLEISCHER, G. (1967): Beitrag zur Kenntnis der innerartlichen Ausformung und zwischenartlicher Unterschiede von Gebiß und Zähnen einiger Arten der Gattung *Canis*. Z. Säugetierkunde 32, 150—159.

FRICK, H. (1961): Allometrische Untersuchungen an inneren Organen von Säugetieren als Beitrag zur „neuen Systematik". Z. Säugetierkunde **26**, 138—142.

GOERTTLER, V. (1966): Neufundländer. Die Neue Brehmbücherei **371**. Wittenberg.

HAARNAGEL, W. (1962): Die Grabung Feddersen Wierde und ihre Bedeutung für die Erkenntnisse der bäuerlichen Besiedlung im Küstengebiet in dem Zeitraum vom 1. Jahrhundert vor bis 5. Jahrhundert nach Chr. Agrargesch. u. Agrarsoz. **10**, 145—157.

— (1963): Die Ergebnisse der Grabung Feddersen Wierde im Jahre 1961. Germania **41**, 280—317.
Habermehl, K. H. (1961): Die Altersbestimmung bei Haustieren, Pelztieren und beim jagdbaren Wild. Gießen—Berlin.
Haltenorth, T. (1958): Rassehunde — Wildhunde. Heidelberg.
Helmuth, H.; Rempe, U. (1968): Über den Geschlechtsdimorphismus des Epistropheus beim Menschen. Z. Morph. Anthrop. **59**, 300—321.
Herre, W. (1958): Züchtungsbiologische Betrachtungen an primitiven Tierzuchten. Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol. **71**, 252—272.
— (1961): Der Art- und Rassebegriff. In: Hammond, J.; Johansson, I.; Haring, F. (Hrsg.): Handbuch der Tierzüchtung **3**, 1—24. Hamburg—Berlin.
— (1972): Zur haustierkundlichen Problematik der Analyse von Tierknochenfunden aus frühgeschichtlichen bis mittelalterlichen Siedlungen Mitteleuropas. Die Kunde **23**, 184 bis 195.
— (1974): Prähistorische „Rassen" der Haushunde und ihre Bedeutung für die Rassengeschichte. Der Rassehund (im Druck).
Herre, W.; Frick, H.; Röhrs, M. (1961/62): Über Ziele, Begriffe, Methoden und Aussagen der Haustierkunde. Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol. **76**, 403—425.
Herre, W.; Röhrs, M. (1973): Haustiere — zoologisch gesehen. Stuttgart.
Hilzheimer, M. (1912): Geschichte unserer Haustiere. Leipzig.
Huxley, J. (1932): Problems of Relative Growth. London.
Kitt, T. (1905): Lehrbuch der pathologischen Anatomie der Haustiere **1**, 3. Aufl., Stuttgart.
Klatt, B. (1913): Über den Einfluß der Gesamtgröße auf das Schädelbild nebst Bemerkungen über die Vorgeschichte der Haustiere. Arch. Entw.-Mech. **36**, 387—471.
Kubasiewicz, M. (1956): Über die Methodik der Forschungen bei Tierausgrabungsknochen. Mat. Zachodnio-Pomorskie **2**, 235—244.
La Baume, W. (1962): Zur Abstammung und Herkunft des Haushundes. Paideuma, Mitt. z. Kulturkunde **8**, 166—174.
Lemmert, C. (1971): Einiges über Nackthunde. Zool. Garten N. F. **40**, 72—79.
Lüttschwager, J. (1965): Ein Zwerghund aus dem römischen Gräberfeld an der Berliner Straße zu Heidelberg-Neuenheim. Z. Säugetierkunde **30**, 24—30.
Menzel, R.; Menzel, R. (1960): Pariahunde. Die Neue Brehmbücherei **267**. Wittenberg.
Meunier, K. (1959 a): Die Allometrie des Vogelflügels. Z. wiss. Zool. **161**, 444—482.
— (1959 b): Die Größenabhängigkeit der Körperform bei Vögeln. Z. wiss. Zool. **162**, 328—355.
Meyer, L. (1941): Das Gebiß des Deutschen Schäferhundes. Diss. Zürich.
Moeller, W. (1968): Allometrische Analyse der Gürteltierschädel. Ein Beitrag zur Phylogenie der Dasypodidae Bonaparte, 1838. Zool. Jb. Anat. **85**, 411—528.
Müller, H.-H. (1973): Zur Nutzung der frühgeschichtlichen Haustiere (auf Grund osteologischer Untersuchungen). Ber. ü. d. II. Intern. Kongr. f. Slaw. Archäol. Bd. III, 429—439. Berlin.
Nickel, R.; Schummer, A.; Seiferle, E. (1960): Lehrbuch der Anatomie der Haustiere. Bd. II Eingeweide. Berlin-Hamburg.
Nobis, G. (1950): Studien an frühgeschichtlichen Hunden. Zool. Anz. Erg. Bd. zu **145**, Klatt-Festschrift, 672—696.
— (1955): Die Haustiere von Tofting. In Offa-Bücher Bd. **12**: Tofting, eine vorgeschichtliche Warft an der Eidermündung. Von A. Bantelmann. Neumünster.
— (1962): Die Tierreste prähistorischer Siedlungen aus dem Satrupholmer Moor (Schleswig-Holstein.) Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol. **77**, 16—30.
Oberdorfer, F. (1959): Die Hunde des Latène-Oppidums Manching. Studien an vor- und frühgeschichtlichen Tierresten Bayerns VII. München.
Petri, W. (1961): Neue Funde des Hundes aus dem keltischen Oppidum von Manching. Studien an vor- und frühgeschichtlichen Tierresten Bayerns X. München.
Räber, H. (1971): Die Schweizer Hunderassen. Herkunft und Entwicklung, Wesen und Verwendung, heutiger Standard, Zuchtprobleme. Rüschlikon-Zürich - Stuttgart - Wien.
Reichstein, H. (1972): Einige Bemerkungen zu den Haustierfunden auf der Feddersen Wierde und vergleichbarer Siedlungen in Nordwestdeutschland. Die Kunde **23**, 142—156.
— (1973): Untersuchungen zur Variabilität frühgeschichtlicher Rinder Mitteleuropas. In Domestikationsforschung und Geschichte der Haustiere. Intern. Symp. in Budapest 1971, 325—340. Budapest.
— (1973): Die Haustier-Knochenfunde der Feddersen Wierde. Allgemeiner Teil. Probl. d. Küstenforsch. im südl. Nordseegebiet **10**, 95—112.
Rempe, G.: unveröffentlichte Staatsexamensarbeit.

Rempe, U. (1962): Über einige statistische Hilfsmittel moderner zoologisch-systematischer Untersuchungen. Zool. Anz. **169**, 93—140.

— (1970): Morphometrische Untersuchungen an Iltisschädeln zur Klärung der Verwandtschaft von Steppeniltis, Waldiltis und Frettchen. Analyse eines „Grenzfalles" zwischen Unterart und Art. Z. wiss. Zool. **180**, 185—367.

Rempe, U.; Bühler, P. (1969): Zum Einfluß der geographischen und altersbedingten Variabilität bei der Bestimmung von *Neomys*-Mandibeln mit Hilfe der Diskriminanzanalyse. Z. Säugetierkunde **34**, 148—164.

Rensch, B. (1954): Neuere Probleme der Abstammungslehre. 2. Aufl. Stuttgart.

Röhrs, M. (1959): Neue Ergebnisse und Probleme der Allometrieforschung. Z. wiss. Zool. **162**, 1—95.

— (1961): Allometrie und Systematik. Z. Säugetierkunde **26**, 130—137.

— (1961/62): Biologische Anschauungen über Begriff und Wesen der Domestikation. Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol. **76**, 7—23.

Rütimeyer, L. (1862): Die Fauna der Pfahlbauten der Schweiz. Zürich.

Schleifenbaum, C. (1973): Untersuchungen zur postnatalen Ontogenese des Gehirns von Großpudeln und Wölfen. Z. Anat. Entwickl.-Gesch. **141**, 179—205.

Schultz, W. (1969): Zur Kenntnis des Hallstromhundes (*Canis hallstromi*, Troughton 1957). Zool. Anz. **183**, 47—72.

Seiferle, E.; Meyer, L. (1942): Das Normalgebiß des Deutschen Schäferhundes in den verschiedenen Altersstufen. Vierteljahresschr. d. Nat.forsch.Ges. in Zürich **87**, 205—252.

Stockhaus, K. (1962): Zur Formenmannigfaltigkeit von Haushundschädeln. Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol. **77**, 223—228.

— (1965): Metrische Untersuchungen an Schädeln von Wölfen und Hunden. Z. zool. Syst. Evolut.forsch. **3**. 157—258.

Studer, T. (1901): Die praehistorischen Hunde in ihrer Beziehung zu den gegenwärtig lebenden Rassen. Abh. d. Schweiz. paläontolog. Ges. XXVIII, 1—137.

Tiessen, M. (1970): Die Tierknochenfunde von Haithabu und Elisenhof. Ein Vergleich zweier frühmittelalterlicher Siedlungen in Schleswig-Holstein. Diss. Kiel.

Ueck, M. (1961): Abstammung und Rassebildung der vorkolumbianischen Haushunde in Südamerika. Z. Säugetierkunde **26**, 157—176.

Vau, E. (1938): Die Wanderung des knöchernen äußeren Gehörganges als Rassemerkmal (Untersuchungen an Rind und Hund). Z. Anat. Entwickl.-Gesch. **109**, 161—181.

Wagner, K. (1930): Rezente Hunderassen, eine osteologische Untersuchung. Skrift. utgitt av det Norske Vidensk.-Akad. i Oslo. I. Mat.-Naturv. Klasse 1929, No. 9. Oslo.

Wendt, W. (1969): Untersuchungen über die Tierwelt einer römerzeitlichen Siedlung aus Bonn. Archäologie und Biologie, Forschungsberichte **15**, 172—179.

— (1974): Die Hunde Haithabus. Diss. Kiel.

Werth, E. (1944): Die primitiven Hunde und die Abstammungsfrage des Haushundes. Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol. **56**, 213—260.

Zeuner, F. E. (1967): Geschichte der Haustiere. München - Basel - Wien.

Anschrift des Verfassers: Dr. Dirk Heinrich, Neue Universität, Institut für Haustierkunde, D-23-Kiel, Olshausenstr. 40—60

Functional analysis of the surfacing behaviour in the harbour porpoise, *Phocoena phocoena* (L.)

By M. Amundin

Receipt of Ms. 18. 12. 1973

Introduction

The most well-known behaviour of porpoises is their smooth, rolling way of surfacing when they breath. Observations made by Spencer et. al. (1966) on the Killer whale, *Orcinus orca,* indicates that the respiratory act includes "orienting movements of a dorsal flexure of the thorax, and integrated flipper, fluke and body movements brought together in a complex involuntary act preceding the movement of air".

Such movements are seen in beached animals (Spencer et al. 1966), in surface sleeping ones (McGormick 1969), and according to the latter author, the absence of the tail movements are used to indicate depth of anesthesia, being the last movements to disappear before surgical plane is reached.

Spencer et. al. (1966) also investigated the duration of a blow (expiration and inhalation) and the action of the blowhole in the Killer whale. They found a mean expiratory duration of 0.38 seconds, and a mean inspiratory duration of 0.78 seconds. The expiration was performed through a pursed blowhole, while it was fully open during the inhalation.

This study was conducted to give a more detailed description of the movements referred to above.

Most studies of dolphin behaviour – and quite an impressive bulk of knowledge has been gathered – have been of a descriptive character, and the endpoint of such studies is a so called ethogram. This ethogram must not be considered as a final end, but only as a base for analytic work bringing about an understanding of the behaviour of these animals. Unfortunately, very little analytic work has been done up to date, possibly in part due to the very special, and rather ununiform "dolphin terminology", quite remote from that used on other animals.

Therefore it would be very desirable for a future comparative analysis if students of dolphin behaviour would adopt the ethological methods and terminology.

Materials and methods

The study is based on 8-mm movie pictures, drawn step by step. The time indications in the figures are given in seconds, and are calculated from the number of frames. The film speed was 18 frames per second. As the figures are prepared from different film sequences, there is some variation in the duration of the phases in the behaviour.

The animals were kept in a 40 m² pool with a water depth of 1 m. They were at the occasion around one year old and was captured about one month prior to filming.

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 313—318
© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

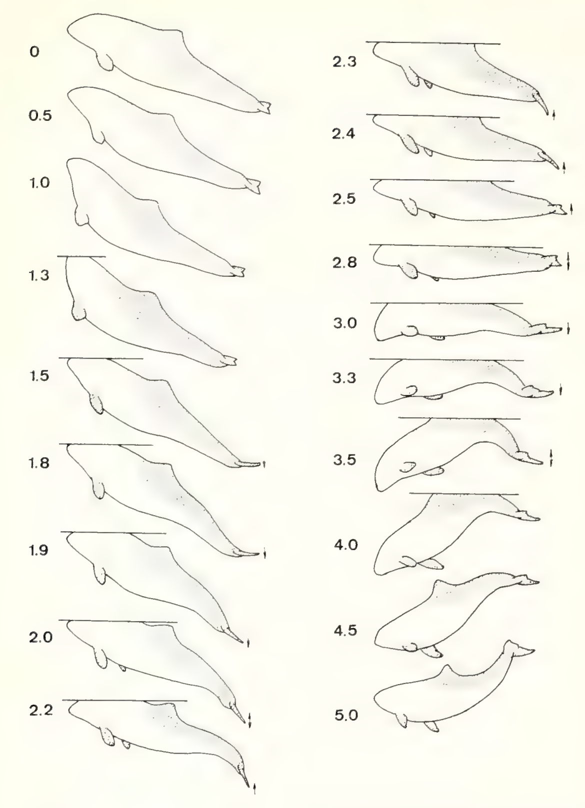


Fig. 1. A normal porpoise surfacing roll. (Explanations to the figures are given in the text. The time base is given in seconds.)

Results

Body movements during a normal roll

Several interesting features can be seen in fig. 1, where the normal porpoise roll is followed step by step. It is seen that the initial part consists of a pronounced bending up of the thorax (0.5—1.3 seconds). When the surface is reached, the tail is struck down, and the head resumes its normal position, why the thorax levels out (1.5—2.0 seconds). Then follows a powerful upward tail-stroke, where after the animal lies parallel to the surface (2.2—2.8 seconds). To support the ensuing bending down of the thorax, the tail is arched downwards, wich raises the tailstock above the water. This constitutes the last part of the roll, and after the short downstroke, the tail is held passive until it is well under the surface.

Blowhole operation

Fig. 2 shows the synchronization of the tail beats and the opening of the blowhole. Between 1.6 and 1.7 seconds, during the downstroke with the tailfin (cf 1.5—2.0 seconds in fig. 1), the lungs are emptied. The succeeding upstroke with the tail is accompanied with the inhalation (2.1—2.7 seconds, cf 2.2–2.8 seconds in fig. 1), and the closure of the blowhole is effected when this tail beat is finished (around 2.7 seconds). Then the head is bent down, and the blowhole becomes submerged.

As seen in fig. 3, the expiration is performed with the blowhole only partly open. During the inhalation the blowhole is wide open and also somewhat "sucked inward".

Pectoral fin movements

Indicated in fig. 1, although not especially clear, are the movements of the pectorals. These movements are very minute, why a closer film sequence had to be taken. This sequence is shown in fig. 4.

The upward flexure of the head (0.9—1,4 seconds, cf 0.3—1.3 seconds in fig. 1), is, partly, effected with a steering of the pectoral fins, i. e. the tip of the fin is moved downward and the trailing edges are turned forward, towards each other, thus putting an upward pressure upon the body.

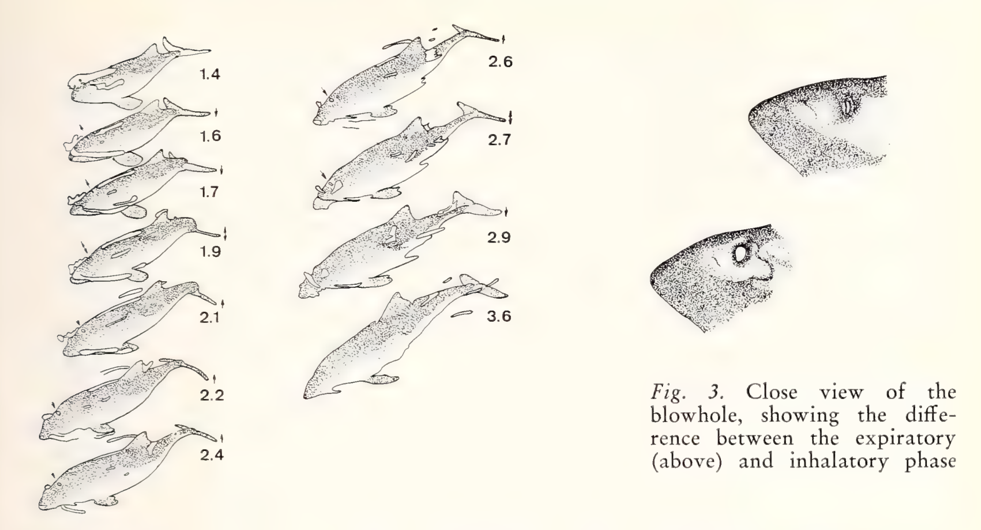


Fig. 3. Close view of the blowhole, showing the difference between the expiratory (above) and inhalatory phase

Fig. 2. Sequence showing the synchronization of the tail-beats and breathing. The pictures are distorted because the original film was taken from above, partly through the water surface. The arrow at the blowhole show direction of air-flow

During the downstroke with the tailfin (cf 1.5—2.0 seconds in fig. 1), the tip and trailing edge of the pectoral fin are turned upward (1.4–2.0 seconds), and the resulting downward pressure assists the leveling out of the body. During the upstroke (2.2–2.9 seconds, cf 2.2—2.8 seconds in fig. 1), the pectorals are adjusted in approximately the same way as during the initial part, i. e. they steer upwards, lifting the head above the water when the animal inhales (cf 2.1—2.7 seconds in fig. 2).

In order to find out how important a role the pectorals played, an approximately half-year-old animal was let loose in the pool with his fins tied tightly against the body. However, this did not make much difference, but the animal was able to surface quite normally.

Discussion

Functional analysis

The results presented here reveale a beautifully coordinated sequence of movements, typical of the gracious dolphin behaviour.

The synchronization of blowhole opening and tail movements are no coincidence, but ensures that the blowhole is above the water at the breathing. Besides that, it is rather natural that the expiration is accompanied with a downward flexure, because of the contraction of the diaphragm and the abdominal muscles. Likewise the inhalation, i. e. the muscular expansion of the lungs, causes an upward flexure of the body.

The downward tail stroke has two functions; firstly it initiates the leveling out of the body, secondly, it put the tailfin in a position that makes the succeeding upstroke possible. Bearing in mind that the thrust is provided by the upstroke (Purves 1968; van Heel 1968), the angle of the tailfin during the downstroke can be understood as being an upward steering with the tail.

The upstroke hat several functions. It completes the leveling out (with the aid of the pectorals), it provides thrust, ensuring "steering speed" to the pectoral fins, and creating a bow wave in front of the melon — vital at least in calm weather — that

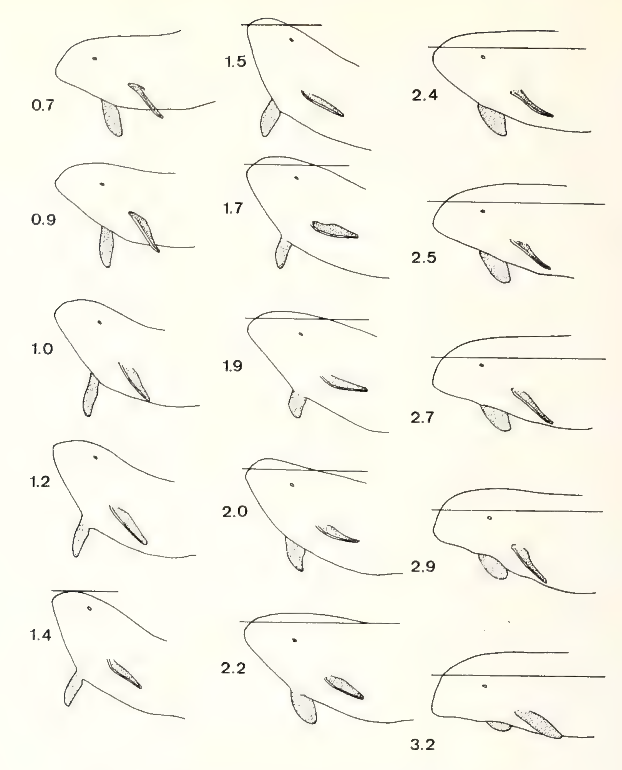


Fig. 4. The movements of the pectoral fins during the first part of the surfacing roll

keeps the blowhole dry during the inhalation. The speed also facilitates submerging, although it is the tailstock, raised above the water, that actually presses down the body. In many whale species, as well as in human divers, this downward pressure is increased by raising the hole tail and legs respectively above the water.

Breathing time

In fig. 2 can be seen that the blow lasts for about 1.1 seconds. Judged from the tail movements in fig. 1 and 2, the expiration and inhalation can be separated, and average 0.4 and 0.8 seconds respectively. Surprisingly enough this is very close to the measures from the much larger killer whale, *Orcinus orca,* mentioned in the introduction. It should be pointed out, though, that the harbour porpoise measures are confined to rather low level activities. In other situations, e. g. in fright reactions, the whole breathing sequence appears much shorter, and then the amplitude of the tail beats are also smaller.

Chest and throat movements

The peculiar form of the chest and the throat, just at the end of the inhalation (2.9 seconds in fig. 3), is no artifact. At present, however, the exact cause of these are not known, but possibly the "bulb" in the throat region is connected with the larynx action, e. g. when the epiglottal orifice is closed. The bulb in the chest region may be caused by the sternum, that due to the absence of clavicles, has no fixed position, but is rather free to move during the breathing.

The elements of the behaviour

The rigidity of some of the movements in connection with the normal surfacing, together with their presence in sleeping and tranquilized animals (McGormick 1969), as well as beached ones (Spencer et al. 1966) — in the latter case most conspiciously demonstrated by the powerful tailfin upstroke, especially in young animals (pers. obs.) — indicate that these movements are strongly bound together with the breathing, and that they most likely are involuntary.

Not only are they synchronized with the blowhole operation, but they also have to be extremely well timed with the reaching of the surface.

Obviously there are both quite stereotypic movements, i. e. the tailbeats, mixed with orienting ones, taxis', i. e. the dorsal flexure of the thorax and the pectoral fin movements.

The fact that the prevention from steering with the pectoral fins has no effect on the surfacing, indicates that the tailfin movements also includes taxis' (cf the egg-retrieving behaviour in the grey lag goose; Lorenz and Tinbergen 1938), making possible an adjustment of the tailbeats in relation to the surface.

If the stereotypic movements are innate, they are to be termed fixed motor patterns (originally called Erbkoordinationen by Lorenz 1937). Unfortunately it is not possible from the literature to get a description detailed enough of the surfacing behaviour of the newborn porpoise to be able to conclude what parts are innate and what parts are not.

McBride and Kritzler (1951), though, report that newborn bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus,* do not perform the adult roll when surfacing, until they are 1—2 months old. Instead they raise their whole head above the water at an approximate angle of 45 degrees, and then simply fall back again. Observations on a free-ranging, approximately 2 months old harbour porpoise, indicate that a learning or maturing process takes place at this age, as this juvenile demonstrated both types of surfacing behaviour in the run of a couple of days (Amundin and Amundin in press).

However, complicating the picture are the observations of Andersen (pers. comm.) of a very young, also free-ranging harbour porpoise – its length was only about 70 cm, and it had a pronounced "neck", indicating that it was very close to newborn. In spite of being so young, the little porpoise performed a perfect, species-typic surfacing behaviour.

There are special problems facing a little porpoise at breathing. Firstly the distance from the tip of the snout to the blowhole is much shorter than in the adult, secondly, due to the lesser mass of the little animal, the bow wave in front of the melon, created during the upstroke with the tailfin, is much smaller. Both these factors increase the risk of inhaling water.

Considering the well developed brain in the newborn porpoise, and the skill with which it follows the adults, even at top speed (McBride and Kritzler 1951; Essapian 1953; Tavolga and Essapian 1957), it is quite likely that many, if not all, components in the surfacing behaviour are present at birth.

However, due to the abovementioned problems for the smaller animal at surfacing, it may be that some of the taxes, especially the dorsal flexure of the thorax, supress the downward tendencies, e. g. the downward steering with the pectorals (cf 1.4—2.0 seconds, fig. 3). Such a dominance of the dorsal flexure was seen in a 2 year old Harbour porpoise, which was coughing several times in rapid succession. At the end of the coughing attack, the animal was in a vertical position, with its head above the water (Amundin in press).

Summary

This study confirms earlier observations of apparently involuntary movements, strongly associated with the breathing. The movements include taxes — a dorsal flexure of the thorax and steering movements with the pectoral fins — and a more stereotypic movements, resembling a fixed motor pattern, with the tailfin. In the latter, a downstroke is paired with the expiration, and a powerful, thrust producing upstroke with the inhalation.

The different components are beautifully coordinated into a smooth and highly functional sequence of movements, ensuring that the blowhole is raised above the water at the breathing. Many of the movements are present in sleeping, tranquilized, and beached animals, thereby giving an indicaton of the strength of association with the breathing.

The duration of an expiration and an inhalation was measured for a couple of blows, and was found to be 0.4 and 0.8 seconds respectively.

Zusammenfassung

Funktionelle Analyse des Auftauch-Verhaltens bei Phocoena phocoena (L.)

Diese Studie bestätigt frühere Beobachtungen von offenbar unfreiwilligen Bewegungen, die mit der Atmung stark verbunden sind. Die Bewegungen beinhalten Taxien — eine Dorsalbeugung des Thorax und Steuerbewegungen mit den Brustflossen — und einige stereotypere Bewegungen mit der Schwanzflosse, die einem „fixed motor pattern“ gleichen. Im letzten Fall ist ein abwärtiger Stoß mit der Ausatmung verbunden, und ein kräftiger, Treibkraft produzierender Stoß führt durch Einatmung aufwärts.

Die verschiedenen Komponenten sind schön koordiniert, in einer Reihe von gleichmäßigen und sehr funktionellen Bewegungen, die sichern, daß das Luftloch während der Atmung über dem Wasser ist. Viele der Bewegungen sind während des Schlafs, der Betäubung und auch bei gestrandeten Tieren zu beobachten, und es wird daraus die Verbindung zwischen Atmung und Bewegung deutlich. Die Dauer der Ein- und Ausatmung ist einige Male gemessen worden. Sie betrug 0,4 und 0,8 Sekunden.

References

Amundin, M.: Some evidence for a displacement behaviour in the harbour porpoise, *Phocoena phocoena* (L.). A causal analysis of a sudden underwater expiration through the blowhole. Revue du Comportement Animal (in press).

Amundin, B.; Amundin, M.: On the behaviour and the study of the harbour porpoise, *Phocoena phocoena* (L.), in the wild. In: Investigations on Cetacea (G. Pilleri, ed.) (in press).

Essapian, F. S. (1953): The birth and growth of a porpoise. Nat. Hist. nov. 392—399.

Heel, W. H. D. van (1968): Differential linearity in the fluke. Z. Säugetierkunde **33**, 383.

Lorenz, K. (1937): Über den Begrift der Instinkthandlung. Folia Biotheor. **2**, 18—50.

Lorenz, K. (1937): Über den Begriff der Instinkthandlung. Folia Biotheor. **2**, 18—50. Graugans I. Ibid. **2**, 1—29.

McBride, A. F.; Kritzler, H. (1951): Observations on pregnancy, parturition, and postnatal behaviour in the bottlenose dolphin. J. Mammal. **32**, 251—266.

McGormick, J. G. (1969): Relationship of sleep, respiration and anesthesia in the porpoise. A preliminary report. Proc. Nat. Acad. Sci. USA **62**, 697—703.

Purves, P. E. (1968): The structure of the fluke in relation to laminar flow in Cetaceans. Z. Säugetierkunde **34**, 1—8.

Spencer, M. P.; Gornall, T. A.; Bills, D. R. (1966): Methods of measuring respiratory air flow, tidal volume and the metabolic rate of whales and dolphins under minimal restraint. Proc. 3rd Ann. Conf. Biol. Sonar and Diving Mammals, pp. 1—8. Stanford Research Institute.

Tavolga, M. C.; Essapian, F. S. (1957): The behaviour of the bottlenosed dolphin *(Tursiops truncatus):* mating, pregnancy, parturition and mother-infant behaviour. Zoologica **42**, 11—31.

Author's address: Cand. phil. Mats Amundin, Marine Bio-Acoustic Investigations. Odense University, Niels Bohrs Alle, DK — 5000 Odense

SCHRIFTENSCHAU

EIBERLE, K.: **Lebensweise und Bedeutung des Luchses in der Kulturlandschaft dargestellt anhand der Ausrottungsgeschichte in der Schweiz.** Hamburg und Berlin: Paul Parey 1972. Mammalia depicta 8. 65 S., 11 Abb., 4 Tab. 28 DM.

Der Verfasser beschäftigt sich mit dem Verlauf der Ausrottung des Luxes in der Schweiz. Im 17. Jahrhundert lebte der Luchs noch in der gesamten Schweiz und wanderte nach starker Vermehrung im Dreißigjährigen Krieg sogar von Norden zu. Doch nach 1700 fehlt er bereits im Mittelland und zwischen 1850 und 1900 gibt es ihn nur noch vereinzelt in Graubünden und dem Wallis. Danach ist er völlig ausgerottet.

Sein Bestand wurde nicht infolge künstlicher Landschaftsveränderungen, sondern einer direkten Ausrottung durch den Menschen vernichtet, da er fälschlich als Hauptschädling für die Kleinviehzucht, die damalige primäre Wirtschaftsform, galt. Leicht erlegbar und wegen seiner nur langsamen Vermehrung reagierte der Luchs auf eine intensive Bejagung besonders empfindlich. In ökologischer Sicht war der Luchs jedoch außerordentlich anpassungsfähig. Er lebte sogar in relativ dicht besiedelten Gebieten und auch im eigentlichen Hochgebirge. Deshalb wird eine Wiedereinbürgerung zur Regulierung des Schalenwildbestandes empfohlen, um weitere Wildschäden und Cerviden-Überpopulation zu vermeiden. J. LANGE, Stuttgart

MATOLCSI, J. (Hrsg.): **Domestikationsforschung und Geschichte der Haustiere.** Internationales Symposion in Budapest 1971. Akademiai Kiado Budapest 1973. 402 S., 50,– DM.

Im Abstand von zehn Jahren nach dem Kieler Symposion fand 1971 ein internationales Symposion in Budapest über Fragen der Domestikationsforschung statt. Der vorzüglich ausgestattete, stattliche Band der Verhandlungsberichte liegt jetzt vor und bietet eine geschlossene Übersicht über das auf diesem Gebiet in den letzten 10 Jahren Erreichte.

Biologische Haustierforschung und wirtschaftsgeschichtliche Fragen standen bei weitem im Vordergrund. Daneben spielte erstmals die Frage der Anwendung von Methoden der elektronischen Datenverarbeitung und die Diskussion über deren Wert und Anwendbarkeit eine größere Rolle. Eindeutig ist allgemein die Abkehr von typologischem Denken und die Zuwendung zu populationsbiologischen Betrachtungsweisen. MATOLCSI gibt eine klare und knappe Zusammenfassung der Kongreß-Ergebnisse. HERRE faßt die Ergebnisse zoologischer Domestikationsforschung prägnant zusammen. Die Frage nach der Abstammung der meisten Haustiere dürfte jetzt als geklärt zu betrachten sein. Der Kongreß selbst brachte wesentliche Gesichtspunkte besonders zur Abstammung des Hauspferdes, das nach NOBIS im 3. Jahrtausend in Osteuropa domestiziert wurde und monophyletisch ist. Der Tarpan war offenbar ein Bastard der alten großwüchsigen Wildpferde mit Hauspferden. Das Przewalski-Pferd ist eine kleine östliche Subspecies von *Equus ferus*. Als älteste Haustiere dürften nun sicher Ziege und Schaf (Domestikation im Nahen Osten 9. Jahrtausend v. u. Z.) anzusehen sein. Sie sind in Südosteuropa seit dem 6. Jahrtausend nachweisbar. Die Domestikation des Rindes begann gleichfalls relativ früh um das östliche Mittelmeerbecken. Ein wesentlicher Teil des Bandes befaßt sich mit archäozoologischen und methodischen Fragen (Größenbestimmung der Individuen aus Einzelknochen, Mengenbestimmung, etc.). Im Ganzen gesehen liegt eine außerordentlich gelungene informative Publikation vor, die jeder, der sich mit Domestikationsfragen befaßt, berücksichtigen muß. D. STARCK, Frankfurt/M.

MOSSMAN, H. W.; DUKE, K. L.: **Comparative morphology of the Mammalian Ovary.** 459 S., 198 Abb. Madison, Wisc. - London: University of Wisconsin Press Ltd. 1973. $ 28.00.

Die Verfasser des vorliegenden Bandes über das Ovar der Säugetiere haben sich eine präzis formulierte und klar definierte Aufgabe gesetzt, nämlich eine umfassende Zusammenfassung dessen, was über die Morphologie des Eierstockes der Eutheria bekannt ist, aufgrund einer

Literatur-Übersicht und aufgrund sehr extensiver eigener 40jähriger Untersuchungen zu geben. Diese Aufgabe wurde in hervorragender Weise gelöst. Entstanden ist ein Werk, das durch Stoffülle und präzise, knappe Formulierung und nicht zuletzt durch zahlreiche hervorragende Abbildungen nicht nur ein umfassendes Nachschlagewerk, unentbehrlich für Biologen und Mediziner, geworden ist, sondern zugleich auch durch die Fülle neuer Befunde eine wichtige Originalpublikation ist; es hat außerdem den nicht zu unterschätzenden Vorteil, lesbar geblieben zu sein.

Die neuen Befunde betreffen eine Vielzahl von ost- und südafrikanischen, südostasiatischen und nordamerikanischen Säugetieren. Die einleitenden Kapitel behandeln 1. makroskopische Anatomie des Ovars, 2. allgemeine mikroskopische Anatomie des Ovars, 3. Entwicklung, 4. Lebenszyklus des Ovars an einem charakteristischen Beispiel *(Tamiasciurus hudsenius)*, 5. kurze Kennzeichnung des menschlichen Ovars. Das Hauptkapitel des Buches (114 S. 110 Abb.) enthält 6. eine vergleichende mikroskopische Anatomie des Ovars unter Berücksichtigung funktioneller und evolutiver Gesichtspunkte und 7. einige Spezialprobleme (Keimzellherkunft, Regeneration, etc.); 8. Rückblick und Schlußfolgerungen stehen vor allem unter vergleichend morphologischem Aspekt. Beigegeben sind ein nach Familien und Ordnungen geordneter synoptischer Tabellenanhang, der eine rasche Information gestattet (100 S.), ein Glossar und ein umfassendes Literaturverzeichnis. Das Buch kann vorbehaltlos empfohlen werden und dürfte zum Standardwerk über den Eierstock der Eutheria werden. Die Ausstattung ist hervorragend. D. Starck, Frankfurt a. M.

Ewer, R. F.: **The Carnivores.** Aus der Serie: The World Naturalist. London: Weidenfeld and Nicolson, 1973. 494 S., mit zahlreichen Abb. £ 7.85.

R. F. Ewer, Dozentin für Zoologie an der Universität Ghana, legt eine umfassende ausgezeichnete Studie über die Biologie der Carnivoren vor; gemeint sind damit nur die terrestrischen Fissipedia. Das Buch ist insgesamt in 10 Kapitel unterteilt. Auf eine Einführung, in welcher die 7 Familien Canidae, Ursidae, Procyonidae, Mustelidae, Viverridae, Hyaenidae und Felidae in aller Kürze charakterisiert werden, folgt ein Kapitel über das Skelett. Hier geht die Autorin zunächst auf den postcranialen Anteil ein. Sie bringt gegenüberstellend Skelettzeichnungen von Wolf, Wiesel, Dachs, Otter, Bär, Tüpfelhyäne und Tiger und interpretiert die Unterschiede in der Ausbildung und Anordnung der einzelnen Skelettelemente in Zusammenhang mit den speziellen Lebensräumen, Beuteerwerbsmodi und Fortbewegungsweisen. In einer Tabelle sind die Wirbelzahlen der verschiedenen Körperregionen für jede Familie zusammengefaßt, und Abbildungen über einzelne Skelettelemente wie Hand- und Fußknochen und Scapulae, sowie Kräfteparallelogramme der ansitzenden Muskulatur machen die textlichen Ausführungen anschaulich.

Gleiches gilt für die anschließenden Erörterungen über Schädel und Zähne. Die Architektur der verschiedenen Schädeltypen wird zwar in erster Linie als Folge der Ausbildung des Kauapparates gesehen, da er bei Raubtieren eine besonders formgebende Komponente darstellt, aber Größe, Lage und Ausbildung der großen Sinnesorgane des Kopfes und Größe des Hirncavum werden als formgebende Einflüsse in die Erörterung mit einbezogen. Auch in diesem Kapitel finden sich anschauliche Gegenüberstellungen von Schädel- und Zahnabbildungen, sowie eine ausführliche Tabelle über die Zahnformeln der einzelnen Arten.

Die übrigen Kapitel über Anatomie der Weichteile, besondere Sinne, Nahrung und Nahrungssuche, Signale und soziale Organisation, soziale Organisation und Lebensraum, Reproduktion, fossile Verwandte sowie Klassifikation und Verbreitung der lebenden Arten sind in gleicher Weise ausführlich und übersichtlich abgehandelt. Die Ausführlichkeit geht allein schon aus dem umfangreichen Literaturverzeichnis (37 Seiten) hervor, in welchem in erster Linie englischsprachige aber auch auffallend viele deutsche und einige französische Monographien und Spezialarbeiten aufgeführt sind. Aus der flüssigen und netten Art der Schreibweise spricht Bewunderung und Verständnis der Autorin für die Raubtiere. Sie hat sich schließlich in den letzten 9 Jahren mit dem Verhalten der Säugetiere, insbesondere lebender Raubtiere, auseinandergesetzt, so daß ihr diese Ordnung besonders nahe steht. Das vorliegende Buch muß jeden Säugetierkundler ansprechen. D. Kruska, Hannover

Säugetiere Afrikas

Ein Taschenbuch für Zoologen und Naturfreunde. Von Prof. Dr. JEAN DORST und PIERRE DANDELOT, beide Paris. Aus dem Englischen übersetzt und bearbeitet von Prof. Dr. HERWART BOHLKEN und Dr. HANS REICHSTEIN, beide Kiel. 1973. 252 Seiten und 44 Farbtafeln; 524 Abbildungen, davon 293 farbig, im Text und auf Tafeln. Leinen 36,— DM

„Äußerlich und der Aufmachung nach gleicht dieses Buch den heute üblich gewordenen Feldführern durch verschiedene Gebiete des Tierreichs. Vom Inhalt her ist es von einer überraschenden Reichhaltigkeit und von nicht zu überbietender Zuverlässigkeit. Es werden alle Großsäuger Afrikas südlich der Sahara, ausschließlich Madagaskars, behandelt. Damit ist eine vergleichende Übersicht der Säugerfauna der Äthiopischen Regionen geschaffen, welche es in dieser knappen und präzisen Form bisher nicht gegeben hat. Von allen Arten werden Kennzeichen, Lebensraum und Lebensweise behandelt. Die Verbreitung ist in der Regel durch kleine Verbreitungskarten veranschaulicht. Der Text ist bei aller Kürze der Ausdrucksweise außerordentlich klar und reichhaltig. Für den interessierten Zoologen wird neben den Feldmerkmalen, die ein sicheres Ansprechen der Tiere in ihrem natürlichen Lebensraum zulassen, auf die oft beträchtliche innerartliche Variabilität hingewiesen. Auch im Kapitel ‚Lebensweise' werden wichtige Bestimmungsmerkmale durch spezifische Verhaltensweisen der Tiere gegeben, und es finden sich Angaben über die Nahrungszusammensetzung, Tragzeit, Wurfgröße und Feinde."

Zeitschrift für angewandte Zoologie

Säugetiere und seltene Vögel in den Nationalparks Ostafrikas

Ein Taschenburg für Zoologen und Naturfreunde. Von JOHN G. WILLIAMS. Aus dem Englischen übersetzt und bearbeitet von Dr. WALBURGA MOELLER, vorm. Erlangen-Nürnberg, unter Mitarbeit von HANS E. WOLTERS, Bonn. 1971. 351 Seiten mit 22 Kartenskizzen und 32 Tafeln; 387 Abbildungen, davon 203 farbig, im Text und auf Tafeln. Leinen 38,— DM

„Ein Feldführer für Ostafrikareisende. Der erste Teil bespricht unter Beigabe von Kartenskizzen die Nationalparks, Reservate und Wildschutzgebiete, 21 in Kenia, 17 in Tansania und 21 in Uganda und anderswo. Außer Ratschlägen und kurzen Landschaftsbeschreibungen liest man jeweils, wo und in was für Biotopen des betreffenden Gebiets welche Säuger und Vögel zu sehen sind; im einzelnen werden sie dann tabellenartig aufgezählt unter Hinweis auf Teil 2: Die Säugetiere in systematischer Ordnung so gut wie vollständig, und Teil 3: Seltene Vögel, da WILLIAMS alle übrigen in ‚Die Vögel Ost- und Zentralafrikas' zusammengefaßt hat. Beim Finden neuer deutscher Namen half H. E. WOLTERS; auch bearbeitete er die Taxonomie der besprochenen Vögel neu. Über 130 Schwarzweißabbildungen, 32 Tafeln mit Hinweisen auf feldornithologisch wichtige Merkmale. Es folgen Verzeichnisse der Nationalparks und Schutzgebiete, der wissenschaftlichen, englischen und deutschen Artnamen. Die Abbildungen sind so wohlgelungen, daß die jeweils knappen Beschreibungen des Aussehens und Verhaltens dem Laien ein gut Stück weiterhelfen und auch dem Fachmann Erwünschtes bieten."

Zeitschrift für Tierpsychologie

Die Vögel Ost- und Zentralafrikas

Ein Taschenbuch für Ornithologen und Naturfreunde. Von JOHN G. WILLIAMS. Aus dem Englischen übersetzt und bearbeitet von Dr. HORST HAGEN, Zeven, unter Mitarbeit von Dr. HANS EDMUND WOLTERS, Bonn. 1973. 287 Seiten und 40 Tafeln; 461 Abbildungen, davon 179 farbig, im Text und auf Tafeln. Leinen 36,— DM

„Williams hat als einer der besten Feldornithologen Afrikas dieses Bestimmungsbuch nach dem ‚System Peterson' geschaffen: 40 Abbildungstafeln mit Hinweispfeilen auf die entscheidenden Erkennungsmerkmale, daneben der deutsche, der wissenschaftliche und der für die Verständigung in Afrika unentbehrliche englische Artname. Im vorderen Teil sind für alle behandelten Arten Kennzeichen, Stimme und Verbreitung ausführlich beschrieben. Erfreulicherweise ist die deutsche Ausgabe durch H. E. Wolters hinsichtlich der zoologischen Systematik auf den neuesten Stand gebracht worden."

Zeitschrift für zoologische Systematik

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Die Säugetiere Europas

Westlich des 30. Längengrades. Ein Taschenbuch für Zoologen und Naturfreunde. Von FREDERIK HENDRIK VAN DEN BRINK. Übersetzt von Dr. THEODOR HALTENORTH, München. 2., neubearb. Aufl. 1972. 217 Seiten und 32 Tafeln; 470 Abbildungen, davon 163 farbig nach Originalen von PAUL BARRUEL, im Text und auf Tafeln. Leinen 34,— DM.

„Der bekannte und bereits bestens eingeführte Feldführer zur Bestimmung der freilebenden Säugetiere Europas (westl. des 30. Längengrades) liegt nun in 2. Auflage vor und wird damit weiteren Freunden der Säugetierkunde ein steter Begleiter werden. Entsprechend dem Erkenntnisfortschritt sind gegenüber der ersten Auflage die Aussagen im Text präziser gefaßt und oft auch neue charakteristische Merkmale hinzugekommen, soweit sie für ein sicheres Ansprechen der Tiere im Gelände von Bedeutung sind. Die meisten der Verbreitungskarten sind umgezeichnet und dabei verbessert worden. Eine weitere Bereicherung stellen den Tiernamen vorangestellte Symbole dar, mit denen das Vorkommen der Art im deutschen Sprachraum gekennzeichnet wird. Sehr zu begrüßen ist außerdem, daß die Namen der behandelten Säugerarten auch in der Übersetzung aller mittel- und westeuropäischen Sprachen aufgeführt werden. Neben dem beschreibenden Text liegt das zweite Schwergewicht des Buches in seinen Abbildungen. Das Buch ist und bleibt eine hervorragende Leistung."

Zeitschrift für angewandte Zoologie

Die Einbürgerung von Säugetieren und Vögeln in Europa

Ergebnisse und Aussichten. Von Prof. Dr. GÜNTHER NIETHAMMER, Bonn. Unter Mitarbeit von JOCHEN NIETHAMMER und Dr. JOSEF SZIJJ. 1963. 319 Seiten mit 54 Abbildungen, 26 Verbreitungskarten und 5 Tabellen. Leinen 66,— DM

„Zum ersten Male liegt hier eine großzügig angelegte und außerordentlich gründliche Darstellung der Einbürgerung von Vögeln und Säugetieren in Europa, insbesondere Mitteleuropa, vor, die alle bekannt gewordenen Einbürgerungsversuche ausführlich darstellt und kritisch bewertet. Niemand, der sich künftig mit Einbürgerungsprojekten befaßt, kann an der umfangreichen Dokumentation vorbeigehen, die die bisher auf diesem Gebiet gesammelten Erfahrungen zusammenfaßt, letztlich auch, um sie für künftige Versuche nutzbar zu machen und eine Grundlage für aussichtsreichere und sinnvollere Eingriffe zu geben. Darüber hinaus hat das Buch Bedeutung für Faunisten, Zoologen, Ökologen und Tiergeographen, die angewandten Bereiche der Zoologie, die Schädlingskunde und den Pflanzenschutz sowie den Natur- und Landschaftsschutz und die Jagdkunde." *Neue Museumskunde*

Zoologisches Wörterbuch Paläarktische Tiere

Deutsch/Lateinisch/Russisch — Russisch/Lateinisch/Deutsch. Mit Registern der wissenschaftlichen Namen. Teil I: Wirbeltiere; Teil II: Wirbellose. Von Diplom-Landwirt Dr. MICHAEL KLEMM, Berlin. 1973. 854 Seiten. Leinen 278,— DM

„Selbst wenn man in Rechnung stellt, daß der Verfasser fast ein halbes Jahrhundert daran gearbeitet hat, ist dieses originelle Wörterbuch ein erstaunliches Werk an Formenfülle, Vollständigkeit und gewissenhaftem Fleiß. Es umfaßt rund 30 000 Wörter, je zur Hälfte Wirbeltiere (Teil I) und Wirbellose (Teil II). Sie alle werden mit ihren wissenschaftlichen, deutschen und russischen Namen genannt und zwar sowohl in deutsch-russischer als auch in russisch-deutscher Anordnung. Darüber hinaus sind auch Fachausdrücke aus der Biologie und deren Erläuterung sowie jagdkundliche Begriffe aufgeführt. Beide Teile haben ein Register der wissenschaftlichen Bezeichnungen, das sowohl auf die deutschen als auch auf die russischen Namen verweist, so daß jedes gesuchte Wort sofort in beiden Sprachen aufgefunden werden kann. Dieses für den Zoologen, dessen Interessengebiet die Fauna der Paläarktis einschließt, besonders nützliche Buch hat an Informationswert und Exaktheit nicht seinesgleichen."

Bonner zoologische Beiträge

VERLAG PAUL PAREY · BERLIN UND HAMBURG

Mammals

C 22209 F

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

Herausgegeben von P. J. H. van Bree, Amsterdam — W. Fiedler, Wien — W. Herre, Kiel — K. Herter, Berlin — H.-G. Klös, Berlin — H.-J. Kuhn, Göttingen — B. Lanza, Florenz — T. C. S. Morrison-Scott, London — H. Nachtsheim, Berlin — J. Niethammer, Bonn — H. Reichstein, Kiel — D. Starck, Frankfurt a. M. — F. Strauss, Bern — E. Thenius, Wien — W. Verheyen, Antwerpen

Schriftleitung M. Röhrs, Hannover — H. Schliemann, Hamburg

39. BAND · HEFT 6

Dezember 1974



VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Inhalt

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts and by Current Contents (Series Agriculture, Biology and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

Dieses Heft enthält eine Beilage des Verlages Paul Parey

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

Herausgeberschaft und Schriftleitung: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Herrn Prof. Dr. Manfred Röhrs, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule, 3000 Hannover, Bischofsholer Damm 15. Korrekturfahnen bitten wir z. Hd. Herrn Prof. Dr. Harald Schliemann, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität, 2000 Hamburg 13, Papendamm 3, zurückzusenden.

Manuskripte: Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse von wenigen Zeilen in deutscher und englischer Sprache sowie eine englische Übersetzung des Titels beizufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerokopie, Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe der von der Verwertungsgesellschaft Wissenschaft GmbH abgeschlossenen Gesamtverträge zu behandeln.

Sonderdrucke: An Stelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Vorbehalt aller Rechte: Die in dieser Zeitschrift veröffentlichten Beiträge sind urheberrechtlich geschützt. Die dadurch begründeten Rechte, insbesondere die der Übersetzung, des Nachdrucks, des Vortrags, der Entnahme von Abbildungen und Tabellen, der Funk- und Fernsehsendung, der Vervielfältigung auf photomechanischem oder ähnlichem Wege oder im Magnettonverfahren sowie der Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen, bleiben, auch bei nur auszugsweiser Verwertung, vorbehalten. Werden von einzelnen Beiträgen oder Beitragsteilen einzelne Vervielfältigungsstücke in dem nach § 54 Abs. 1 UrhG zulässigen Umfang für gewerbliche Zwecke hergestellt, ist dafür eine Vergütung gemäß den gleichlautenden Gesamtverträgen zwischen der Verwertungsgesellschaft Wissenschaft GmbH (ehemals Inkassostelle für urheberrechtliche Vervielfältigungsgebühren GmbH), 6 Frankfurt/Main, Großer Hirschgraben 17—21, und dem Bundesverband der Deutschen Industrie e. V., dem Gesamtverband der Versicherungswirtschaft e. V., dem Bundesverband deutscher Banken e. V., dem Deutschen Sparkassen- und Giroverband und dem Verband der Privaten Bausparkassen e. V., an die Verwertungsgesellschaft Wissenschaft zu entrichten. Erfolgt die Entrichtung der Gebühren durch Wertmarken der Verwertungsgesellschaft Wissenschaft, so ist für jedes vervielfältigte Blatt eine Marke im Wert von 0,40 DM zu verwenden. Die Vervielfältigungen sind mit einem Vermerk über die Quelle und den Vervielfältiger zu versehen.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 128,— DM zuzügl. amtl. Postgebühren. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 23,50 DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden.

Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin. — Printed in Germany by C. Beckers Buchdruckerei, Uelzen.

Z. Säugetierkunde 39 (1974), H. 6, S. 321—384
ISSN 0044—3468 / ASTM-Coden: ZSAEA 7 39 (6) 321—384 (1974)

Beobachtungen zur Jugendentwicklung und Karawanenbildung bei Weißzahnspitzmäusen (Soricidae-Crocidurinae)

Von A. Grünwald und F. P. Möhres

Aus dem Zoophysiologischen Institut der Universität Tübingen
Direktor: Prof. Dr. F. P. Möhres

Eingang des Ms. 19. 2. 1974

Im Jahre 1963 bot sich uns die Gelegenheit, die Ägyptische Riesenspitzmaus *Crocidura olivieri* Lesson zu halten und ihr Verhalten zu studieren. Unsere damaligen Beobachtungen zur Jugendentwicklung dieser Art seien nachfolgend wiedergegeben. Zum Vergleich haben wir entsprechende Beobachtungen bei *Crocidura russula* Hermann, der einheimischen Hausspitzmaus, herangezogen, ferner Beobachtungen anderer Autoren an verschiedenen Soriciden-Arten.

Herkunft und Haltung der Tiere

Crocidura olivieri (Abb. 3) kommt in feuchten, von Unkraut überwucherten Bezirken des Niltals vor (Hoogstraal 1962). Die Art wird bei Hoogstraal als „Egyptian Giant Shrew" bezeichnet. In der vorliegenden Arbeit verwenden wir die Übersetzung „Ägyptische Riesenspitzmaus" oder kurz „Riesenspitzmaus".

Die einheimische Hausspitzmaus, *Crocidura russula,* ist in der Tübinger Gegend häufig und läßt sich leicht an Gartenmauern, Komposthaufen und in Gewächshäusern fangen. Sie ist wesentlich kleiner als die o. g. Art und wiegt nur etwa ein Drittel.

Die Tiere wurden einzeln oder in Gruppen in Terrarien verschiedener Größe gehalten. Der Boden der Terrarien war mit Sand und Torf bedeckt. Das Futter bestand hauptsächlich aus Rinderherz, daneben wurden auch Insekten (Mehlkäferlarven, Heuschrecken, Käfer, Regenwürmer u. a.) verabreicht.

Jugendentwicklung

Für Beobachtungen über die Jugendentwicklung von *Crocidura olivieri* wurden 4 Würfe herangezogen. Die Zahl der Jungen lag zwischen 3 und 6. In der folgenden Zusammenstellung sind die wichtigsten Merkmale und Veränderungen in der Entwicklungszeit aufgeführt:

1.—2. Tag *Größe:* Kopf-Rumpf 35—39 mm (Kopf ca. 15 mm), Schwanz 11—12 mm, Vorderfuß ca. 4,5 mm, Hinterfuß ca. 6,5 mm
Augen und *Ohren:* geschlossen
Maul: nur in der Mitte kleine Öffnung zum Saugen, seitlich sind Ober- und Unterlippe noch miteinander verwachsen. Ihre Trennung erfolgt allmählich im Laufe der nächsten Tage
Vibrissen: max. ca. 4 mm
Tasthaare (Wimpern): weiß, vereinzelt an verschiedenen Körperstellen (Unterseite des Rüssels, vor den Ohren, an den Flanken, an Hand- und Fußgelenk, am Schwanz gehäuft, Schwanzwimpern ca. 1,5 mm lang)
Haut: rötlich (Abb. 1)

4. Tag *Haut:* dunkle Pigmentierung der Dorsalseite tritt deutlich in Erscheinung

7. Tag *Maul:* im Alter von etwa 1 Woche voll geöffnet (Ober- und Unterlippe sind nicht mehr miteinander verwachsen)
Behaarung: beginnt zunächst am Rücken

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 321—337
© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

8. Tag	*Behaarung:* beginnt jetzt auch am Bauch *Seitendrüsen:* gut sichtbar als rote, ovale Flächen im dunklen Pigment der Haut (ca. 5 mm lang und 2 mm breit)
9. Tag	*Größe:* Kopf-Rumpf 57—60 mm, Schwanz 21—24 mm *Zähne:* Incisivi deutlich zu sehen, brechen durch *Vibrissen:* max. ca. 11 mm
10.—11. Tag	*Ohren:* geöffnet *Fell:* oberseits dicht und anthrazitfarben (dunklere Färbung als bei adulten Tieren), am Bauch glänzend silbergrau (adulte Tiere haben dunklere Bauchfärbung), dorsale und ventrale Färbung stärker voneinander abgesetzt als bei Alttieren
13.—16. Tag	*Größe* am 16. Tag: Kopf-Rumpf 70—75 mm, Schwanz 27—29 mm *Augen:* öffnen sich in dieser Zeitspanne, beide Augen eines Tieres öffnen sich meistens nicht gleichzeitig, außerdem z. T. mehrtägige Unterschiede bei den Tieren eines Wurfes *Vibrissen:* max. ca. 16 mm, bei weiblichen Tieren ist die Lage der Zitzen gut zu erkennen.
23. Tag	*Größe:* Kopf-Rumpf 83 und 89 mm, Schwanz 35 und 37 mm (Messungen nur noch an 2 Jungen) *Vibrissen:* max. ca. 21 mm
31. Tag	*Größe:* Kopf-Rumpf 92 und 94 mm, Schwanz 43 und 44 mm
44. Tag	*Größe:* Kopf-Rumpf 106 und 107 mm, Schwanz 48 und 49 mm *Vibrissen:* max. ca. 25 mm
170. Tag	*Geschlechtsreife:* (Nachweis der Trächtigkeit bei einem einzigen, in Gefangenschaft geborenen ♀)

Auf entsprechende Angaben für die Hausspitzmaus wurde verzichtet. Mit Ausnahme des Größenwachstums — *C. russula* ist wesentlich kleiner als *C. olivieri* — und der Geschlechtsreife, die nach den bisher vorliegenden Beobachtungen bei der einheimischen Hausspitzmaus erst nach einem Jahr erfolgen soll, ergaben sich keine wesentlichen Unterschiede. Neuerdings konnte Hellwing (1971) nachweisen, daß *C. russula monacha,* eine in Israel verbreitete Unterart, bereits im Alter von 2 bis 2½ Monaten geschlechtsreif wird. Es ist anzunehmen, daß *C. olivieri,* die etwa in den gleichen Breiten vorkommt, ebenfalls früher Geschlechtsreife erlangt. Die obige Angabe von 170 Tagen bezieht sich lediglich auf eine einzige Beobachtung. Frank (1954) nimmt auch für die einheimische Feldspitzmaus an, daß sie sich bereits in dem auf die Geburt folgenden Sommer fortpflanzen kann.



Abb. 1. Crocidura olivieri, 2 Tage alt. Auffallend ist der große Kopf und die drüsenreiche Mundpartie

Die Augen öffnen sich nach unseren Beobachtungen sowohl bei *C. olivieri* als auch bei *C. russula* nicht am gleichen Tag: bei der Riesenspitzmaus wie oben angegeben zwischen dem 13. und 16. Tag und bei der Hausspitzmaus zwischen dem 12. und 14. Tag. Die Feststellung von Vlasak (1972), daß der Öffnungsprozeß bei der Gartenspitzmaus bei allen Nestlingen am gleichen Tag abgeschlossen ist, kann für diese beiden Arten nicht bestätigt werden. Die bisherigen Untersuchungen bei der UF der Crocidurinae brachten in dieser Hinsicht unterschiedliche Ergebnisse (Wahlström 1929; Herter 1957; Hanzak 1966; Dryden 1968).

Die Gewichtszunahme eines Wurfs junger Riesenspitzmäuse (Junge von *C. olivieri* III) ist in Abb. 2 dargestellt.

Der Wurf umfaßte 6 Tiere. Die letzte Messung am 59. Tag bezog sich nur noch auf 4 Tiere. Die Gewichtsbestimmung erfolgte anfangs täglich und später nur noch etwa in wöchentlichen Abständen. Die Kurve gibt jeweils das Durchschnittsgewicht an, gleichzeitig sind einige Ex-



Abb. 2. Gewichtskurven junger Weißzahnspitzmäuse

tremwerte — jeweils für das leichteste und schwerste Tier — vermerkt. Wie aus der Abbildung ersichtlich ist, wiegen einen Tag alte Riesenspitzmäuse ca. 1,9 g. Zum Vergleich sind in der gleichen Darstellung entsprechende Werte eines vier Jungtiere umfassenden Wurfs einer Hausspitzmaus (*C. russula* 1) aufgezeichnet. Die Vergleichsmessungen erfolgten etwa in wöchentlichen Abständen. Einen Tag alte Hausspitzmäuse wiegen im Durchschnitt ca. 0,9 g. Die zierlichere Gartenspitzmaus *C. suaveolens* kommt nach Hanzak (1966) auf etwa 0,6 g. Zwei neugeborene Feldspitzmäuse wogen nach einer Gewichtsbestimmung von Frank (1954) zusammen 2 g, und Vogel (1970) ermittelte für die neugeborene Etruskerspitzmaus etwa 0,2 g.

Das Muttertier *C. olivieri* III wog einen Monat nach der Geburt der Jungen 29,4 g, das Muttertier *C. russula* 1 dagegen 11,6 g. Wie aus Abb. 2 ersichtlich ist, haben die Jungen beider Würfe im Alter von knapp zwei Monaten das Gewicht ihrer Mütter im Durchschnitt noch nicht erreicht (22,7 g bzw. 9,4 g).

Zum Vergleich sei noch auf Gewichtsbestimmungen eines anderen Wurfs junger Hausspitzmäuse hingewiesen, der anfangs aus 3 Tieren bestand, von denen am 15. Lebenstag nur noch 1 Jungtier allein übrigblieb. Es nahm im Laufe der folgenden Tage wesentlich schneller an Gewicht zu und wog mit 24 Tagen bereits 8,5 g. Die schnellere Gewichtszunahme ist offensichtlich auf das größere Nahrungsangebot des Einzeltieres in der Laktationszeit zurückzuführen.

Verhalten

Saugen und Zitzentransport

Junge Riesenspitzmäuse werden bereits am Geburtstag gesäugt. Anfangs wird ungerichtet nach den Zitzen gesucht. Die Entwöhnung scheint nach einem guten Monat abgeschlossen zu sein. Das letzte Saugen bei der Mutter beobachteten wir bei einem 33 Tage alten Tier. Wahlström (1929) sah junge Feldspitzmäuse noch am 26. Lebenstag saugen, während sie bereits am 18. Tag zerschnittene Weinbergschnecken fraßen. Die Entwöhnungszeit liegt für andere untersuchte Arten etwa zwischen der zweiten und dritten Lebenswoche (Hellwing 1973). Den von Eibl-Eibesfeldt (1958) für Nager und von Herter (1957) für die Feldspitzmaus beschriebenen Zitzentransport sahen wir bei *C. olivieri* bereits am Geburtstag: Ein Junges, das gerade saugte, ließ nicht los, als die Mutter weglief und wurde auf diese Weise fortbewegt.

Beuteerwerb

Wie bereits erwähnt, erscheinen die Zähne im Alter von etwa 1½ Wochen. Mit 2½ Wochen beißen die Jungen bereits an Mehlkäferlarven herum, die ihnen vor das Maul gehalten und bewegt werden und fressen auch schon Fleisch, z. B. Rinderherz. Wie bei der Waldspitzmaus *Sorex araneus* (Zippelius 1958) wird das Fressen vom Muttertier erlernt. Wenn bei *C. olivieri* die Mutter ihre Beute frißt, etwa Käfer oder Mehlkäferlarven, so kommen die 2½ bis 3 Wochen alten Jungen herbei und versuchen, von dem zerkauten Brei im Maul der Mutter etwas zu erreichen, indem sie ihren Rüssel ins Maul der Mutter stecken, bzw. es wird versucht, ein Stück des Beutetieres abzureißen (Abb. 3). Die Jungen werden offensichtlich durch die Freßgeräusche der Mutter angelockt. Wie wir noch sehen werden, ist das Richtungshören in diesem Alter bereits ausgebildet. Am 20. Lebenstag sahen wir zwei Jungtiere selbständig Mehlwürmer fressen. Sie nahmen sich gegenseitig die Beute weg oder fraßen auch zusammen. Am 22. Lebenstag konnte ein Junges beim Trinken von



Abb. 3. Muttertier der Art *C. olivieri* beim Fressen einer Mehlkäferlarve. Ein Junges bemüht sich, von der vorgekauten Larve etwas abzubekommen. Alter: 22 Tage

Wasser beobachtet werden. Wie schon oben erwähnt, wird in dieser Zeit noch gesäugt. Selbständiges Putzen nach den Mahlzeiten wurde das erste Mal am 27. Lebenstag beobachtet: Die Rüsselunterseite und Rüsselflanken wurden im Sand und am Futternapf hin- und hergerieben. Dabei sah man immer wieder Putzbewegungen der Vorderextremitäten an der Mundregion.

Laute

Vom ersten Tag an lassen junge *C. olivieri,* wenn man sie aus dem Nest entfernt, ein leises Fiepen hören. Ferner kann man ganz kurze Laute vernehmen, die sich wie ein „Zähneklappern" anhören. Bei starker Beunruhigung geben Nestlinge schrille Laute von sich, die an die Warnlaute der adulten Tiere erinnern und diesen im Laufe der Entwicklung immer ähnlicher werden. Bei Wahrnehmung dieser schrillen Laute junger Riesenspitzmäuse schrecken z. B. Labormäuse zurück. Etwa im Alter von einem Monat vernahmen wir ein leises Gewisper beim Fressen von Insekten, das den Lauten der Alttiere ähnelt, die diese mitunter in fremder Umgebung oder in Gefahr äußern. Das Lautinventar ist demjenigen der jungen Hausspitzmäuse sehr ähnlich. Man kann die gleichen Laute unterscheiden.

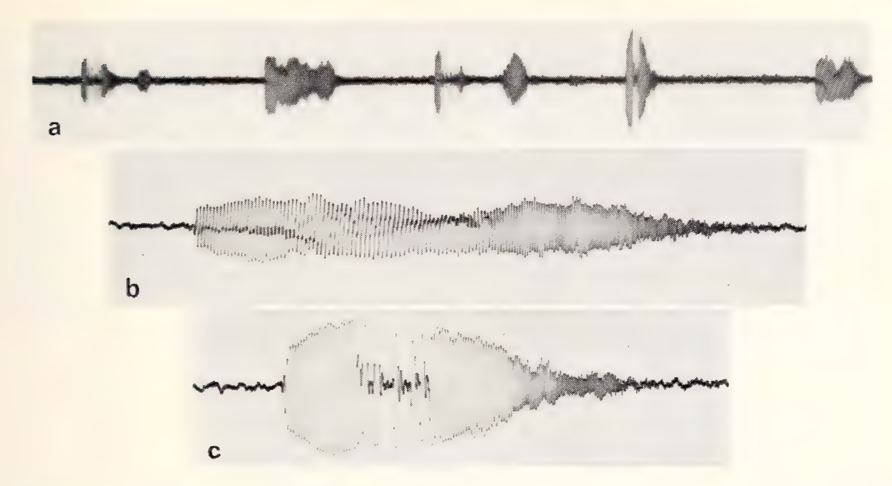


Abb. 4. Oszillogramme der hörbaren Anteile des Fiepens einer 5 Tage alten *C. russula* (Tonbandaufnahmen). a: Lautfolge, Folgefrequenz der Laute etwa 10 Hz; b: einzelner Laut mit 1. Harmonischer (letzter Laut der obigen Lautfolge). Frequenz: 3,9—12 kHz, Dauer: 40,3 msec; c: einzelner Laut, durch „Kurzlaute" unterbrochen (vorletzter Laut der obigen Lautfolge). Frequenz: 4,9—11,5 kHz, Gesamtdauer: 25,9 msec. (Abb. 4a und 4b aus GRÜNWALD, A.: Untersuchungen zur Orientierung der Weißzahnspitzmäuse (Soricidae — Crocidurinae). Z. vergl. Physiologie **65**, 191—217 (1969), Berlin—Heidelberg—New York: Springer.)

Abb. 4 zeigt Oszillogramme des Fiepens einer 5 Tage alten Hausspitzmaus. Eine Lautfolge des Fiepens wird in Abb. 4a dargestellt. Die Folgefrequenz der Laute ist etwa 10 Hz. Zwei von diesen Lauten wurden analysiert (Abb. 4b und c). Sie sind moduliert. Die Frequenz des hörbaren Anteils lag etwa im Bereich von 4 bis 12 kHz. Das Fiepen wird öfters durch kurze Laute („Zähneklappern") unterbrochen. Frequenzanalysen ergaben, daß diese Laute Ultraschallanteile haben (GRÜNWALD 1969).

Neuerdings wurden auch Lautanalysen bei jungen *C. russula monacha* durchgeführt (HELLWING 1973). Auf Grund eines bei HELLWING abgebildeten Oszillogramms darf vermutet werden, daß die Intensitätsmaxima im hörbaren Bereich bei dieser Unterart etwa bei 7,5 und 9,5 kHz liegen. Die Lautäußerungen junger Feldspitzmäuse werden von FRANK (1954) beschrieben und in ihrer Bedeutung analysiert. Junge Waldspitzmäuse (UF Rotzahnspitzmäuse) sind im Vergleich zu Haus- und Feldspitzmäusen weniger lautfreudig (ZIPPELIUS 1958).

Fortbewegung

Am 1. Lebenstag erfolgt die Fortbewegung bei Riesenspitzmäusen sehr mühsam. Es werden nur wenige Schritte hintereinander gemacht, worauf jeweils eine Pause eingelegt wird. Der Körper liegt bei der Fortbewegung auf dem Boden. Er wird jedoch im Laufe der nächsten Tage immer höher gehalten. Infolge der beschleunigten Entwicklung der Extremitäten laufen 2 Wochen alte Jungtiere erheblich „hochbeiniger" als erwachsene Tiere. Sie sind in diesem Alter schon recht flink, verlieren jedoch beim Hochheben des schweren Kopfes noch leicht das Gleichgewicht und fallen dann auf den Rücken. Im Laufe der weiteren Entwicklung wird die Körperhaltung beim Laufen allmählich derjenigen des Muttertieres ähnlich. Im Alter von 3 Wochen liegt der Körper schon niedriger, und 4 bis 5 Wochen nach der Geburt ist die Körperhaltung den adulten Tieren angeglichen: Der Körper wird beim Laufen so niedrig gehalten, daß das Fell der Bauchseite wieder den Boden berührt. Eine vorübergehend hochbeinige Bewegungsweise wurde auch bei jungen Feld- (FRANK 1954), Garten- (VLASAK 1972) und Waldspitzmäusen (ZIPPELIUS 1958) beobachtet.

Karawanenbildung

Bei Weißzahnspitzmäusen wurde eine merkwürdige Art der Fortbewegung beobachtet, die man zutreffend als Karawane bezeichnet. Eine Karawane kommt folgendermaßen zustande: Ein Junges beißt der Mutter neben der Schwanzwurzel ins Fell, ein 2. Junges hängt sich in gleicher Weise an das 1. an, das 3. an das 2. usw. Es treten auch andere Karawanenformen auf, z. B. können sich zwei Reihen von Jungen nebeneinander bilden. Die Mutter zieht dann die an ihr hängenden Jungen fort, die, so gut es ihnen gelingt, den Transport durch eigene Laufbewegungen unterstützen. Bei dieser Form des Jungentransports können, z. B. bei Störungen am Nest, alle Jungtiere oder ein Teil von ihnen auf einmal fortbewegt werden (Abb. 7). Die Karawanenbildung wurde bisher bei folgenden Arten beobachtet:

Crocidura russula Hermann (Schacht 1910; Niethammer 1950; Schüz 1959 nicht veröffentlicht; Vogel 1969; Fons 1972)
C. russula monacha (Hellwing 1973)
Crocidura leucodon Hermann (Wahlström 1929; Zippelius 1957)
Crocidura suaveolens Pallas (Hanzak 1966; Vlasak 1972)
Crocidura hirta Peters (Meester 1960)
Crocidura bicolor Bocage (Ansell 1964)
Suncus etruscus Savi (Vogel 1970)
Suncus murinus (Dryden 1968)

Alle genannten Arten gehören zur Unterfamilie der Weißzahnspitzmäuse. Die vorliegende Arbeit erbringt den Nachweis für *C. olivieri.* Da wir gleichzeitig auch die Karawanenbildung bei *C. russula* beobachten konnten, wurden beide Arten in ihrem Verhalten miteinander verglichen.

Versuchsmethodik zur Beobachtung der Karawane

Das Nest mit dem Muttertier und seinen Jungen befand sich jeweils in transportablen, seitlich verschließbaren Kleinterrarien (25×25×25 cm), die geöffnet in größeren Wohngehegen standen. Zu Beginn der Versuche nahmen wir die Jungen aus dem Nest heraus und legten sie in einem größeren Versuchsgehege (1×1 m bzw. 3,95×1,70 m) an eine beliebige Stelle. Dann wurde das Kleinterrarium, in dem sich das Muttertier befand, in eine Ecke des Versuchsgeheges gestellt. Die verlassenen Jungen lassen, wie schon oben erwähnt, in einer solchen Situation ein lebhaftes Fiepen hören, das die Mutter veranlaßt, ihre Jungen aufzusuchen und ins Nest zu transportieren.

Einüben der Karawane

In den ersten Lebenstagen werden die Jungen von ihrer Mutter einzeln ins Nest transportiert. Sie packt mit ihren Zähnen jeweils eines der fiependen Jungen und trägt sie mit emporgerichtetem Kopf nacheinander fort. Dabei werden die Nestlinge an ganz verschiedenen Körperstellen gefaßt, je nachdem von welcher Seite die Mutter sich ihnen nähert und wo sie diese zu fassen bekommt. Im Laufe der ersten Lebenstage kann man beobachten, wie die Muttertiere ihre ausgesetzten Jungen bei der Begegnung mit der Rüsselunterseite vibrierend betasten bzw. vorsichtig überlaufen (Abb. 5) oder mit der Rüsselseite stupsen. Dieses Verhalten wird gewöhnlich mehrmals wiederholt, ehe schließlich der Abtransport im Maul erfolgt. Nach einer guten Woche reagieren die Nestlinge auf das beschriebene Verhalten ihrer Mutter damit, daß sie sich in ihrem Fell festbeißen. Die Mutter dreht sich meistens nach dem Betasten geschickt um, so daß die Jungen gewöhnlich die Region der Schwanzwurzel zu packen bekommen. Das Betasten der Mutter ist offensichtlich eine Aufforderung zur Karawanenbildung, die in ähnlicher Form auch bei der Feld- und Gartenspitzmaus beobachtet wurde (Zippelius 1957; Vlasak 1972). Die Jungen der beiden von uns beobachteten Arten lassen bei dieser Begrüßung ein lebhaftes Fiepen hören, das nach

dem Festbeißen verstummt. Sie werden dann in Kettenform gemeinsam ins Nest gebracht. Wenn sich nicht alle Jungen an die Karawane angeschlossen hatten, z. B. wenn ein Teil abseits lag und eingeschlafen war, so kehrt die Mutter beim Ertönen neuer Fieplaute nochmals zurück und holt den Rest ebenfalls ins Nest. Es gelang uns auch mühelos, durch Imitation der Laute der Jungen die Mutter herbeizulocken.



Abb. 5. Karawanenaufforderung. Ein Muttertier der Art *C. olivieri* überläuft ihr 10 Tage altes Junges. Die Vibrissen des Alttieres sind tastend nach unten gerichtet

Zum Teil wird, v. a. beim Einüben der Karawane, nicht der hintere Teil des Vordermannes gepackt, sondern die Flanke, der Bauch, die Extremitäten, der Kopf oder sogar das Rückenfell, letzteres beispielsweise, wenn sich das Jungtier an einer erhöhten Stelle befindet. Der Griff wird, v. a. wenn die Jungen schon eingeübt sind, wieder gelöst, um an für die Fortbewegung besser geeigneten Stellen erneut zuzufassen. Öfter kann man beobachten, daß eines der Jungen trotz wiederholter Aufforderung sich nicht an die anderen Jungen anschließt und schließlich von der Mutter mit den Zähnen gepackt wird, während die übrigen Jungen in Karawanenform transportiert werden (Abb. 6; vergl. Zippelius 1958; Vogel 1969; Vlasak 1972). Der Übergang zwischen beiden Möglichkeiten des Transports ist fließend. Häufig kommt es vor, daß die Karawane auseinanderreißt. Das Jungtier, das die Trennung verursachte, beginnt dann sofort laut zu fiepen, worauf die Mutter umdreht und für ein erneutes Anhängen sorgt.

Die Anordnung der Jungen im Karawanenverband variiert. Alle Jungen können hintereinander in einer Reihe formiert sein, es kann eine Doppelreihe mit gleicher oder unterschiedlicher Länge entstehen, auch eine Dreierreihe und andere Formen sind möglich (Abb. 7 und 8). Die Form ändert sich während des Transports, wenn sie sich für die jeweilige Situation als unzweckmäßig erweist. Ist die Karawanenbildung einmal eingeübt, so ist eine ausführliche Aufforderung seitens der Mutter durch längeres Betasten nicht mehr nötig. Es genügt z. B. ein kurzes Berühren mit den Vibrissen oder aber der Anschluß erfolgt ohne jedes Betasten. Die Karawanen machen in diesem Stadium einen geordneteren Eindruck als in der Anfangsphase. Mitunter bilden sich auch Karawanen, ohne daß die Mutter dabei ist. Die Karawanenbildung läßt sich am leichtesten in Gefahrensituationen auslösen, z. B. bei Entfernung des schützenden Nestes oder beim Aussetzen in ein fremdes Gehege.



Abb. 6. Zwei Möglichkeiten des Transports der Jungen — Karawane und Wegtragen im Maul. Hier erfolgt beides gleichzeitig. *C. olivieri,* Alter der Jungen: 10 Tage



Abb. 7. Beißkarawane in Zweierreihe bei *C. olivieri.* Alter der Jungen: 10 Tage

Etwa eine Woche nach Beginn der Kettenbildung kann man bei *C. olivieri* beobachten, wie sich innerhalb der Kette einige Tiere nicht mehr im Fell des Vordermannes festbeißen, sondern nur noch mit der Rüsselspitze bzw. den Vibrissen den Kontakt aufrecht erhalten. Allmählich gehen alle Jungtiere dazu über, und es kommt eine reine „Tastkarawane“ zustande, die sich im Hinblick auf die Anordnung der Tiere nicht von der „Beißkarawane“ unterscheidet (Abb. 7 und 8). Bei starker Beunruhigung wird der Kontakt durch Festbeißen intensiviert. Wenn sich auch bei der Tastkarawane gewöhnlich nicht mehr alle Nestlinge anschließen, da mit zunehmendem Alter eine größere Selbständigkeit zu beobachten ist, so ist doch der Karawanenverband mit seinen verschiedenen bereits beschriebenen Formen noch gewahrt. Bei Hausspitzmäusen konnten wir die Tastkarawane mit Jungtieren bisher nur andeutungs-

Abb. 8. Tastkarawane bei *C. olivieri* in Einerreihe. Das 1. und 2. Junge haben Tastkontakt mit dem Schwanz des Vordermannes. Das 3. Junge hat vorübergehend den Anschluß verloren. Alter der Jungen: ca. 18 Tage

weise beobachten. Dagegen sahen wir ein paarmal ein erwachsenes Hausspitzmaus-Männchen bei der Paarung in schnellem Lauf im Tastkontakt hinter einem Weibchen herlaufen.

Beginn und Dauer der Karawane

Die Beobachtungen über das Alter der Jungtiere in der Zeit des Karawanentransports haben wir in Tabelle 1 zusammengefaßt.

Die Anfänge der Karawanenbildung sind bei *C. olivieri* und *C. russula* nach einer guten Woche zu beobachten. Diejenigen Würfe, bei denen sich die Karawanenbildung erst mit dem 9. bis 11. Tag einstellte, wurden ebenfalls die Tage zuvor geprüft, ohne daß Karawanen beobachtet werden konnten. Der bereits beschriebene Zitzentransport, der schon früher auftritt, sieht der Karawane sehr ähnlich, so daß bei ungenauer Beobachtung Verwechslungen möglich sind.

Bei *C. olivieri* ist die Beißkarawane etwa eine Woche lang ausgebildet. Tastkarawanen wurden jedoch noch am 31. Lebenstag beobachtet (Tab. 1, Tier III), so

Tabelle 1

Beginn und Dauer der Karawane bei *Crocidura olivieri* und *Crocidura russula*

Tier	Zahl der Jungen	geboren am	Beginn der Beißkarawane	Übergang Beißkarawane - Tastkarawane	letzte beobachtete Karawane
			Crocidura olivieri		
II	4	5. 3. 64	keine Beobachtungen	keine Beobachtungen	27. Lebenstag. Tastkarawane zw. Mutter und 1 Jungen
III	6	28. 11. 64	6. Tag	ca. 16. Tag	am 25. Lebenstag noch Tastkarawane zw. Mutter u. 2 Jungtieren, am 31. Tag letzte Tastkarawane zw. 2 Jungen (ohne Mutter)
IV	5	22. 5. 65	10. Tag	ca. 18. Tag	am 20. Lebenstag Tastkarawane zwischen Mutter u. 3 Jungtieren, die nächsten Tage keine Beobachtungen
V	5	28. 5. 65	7. Tag	ca. 13. Tag	keine Beobachtungen
			Crocidura russula		
1	5	9. 1. 64	7. Tag	am 19. Lebenstag Beißkarawane, 19.—21. Tag Tastkarawane an fortlaufender junger Labormaus *(Mus musculus)*	
2	3	12. 1. 64	10. Tag	16. Tag Beißkarawane, am 17. Tag lockere Tastkarawane (letzter Beobachtungstag)	
3	4	23. 3. 64	9. Tag	18. Tag Beißkarawane, am 21. Tag noch Tastkarawane	
4	3	17. 2. 65	11. Tag	14., 15. und 16. Tag keine Karawane mehr trotz Aufforderung durch die Mutter	

daß Karawanenverbände $3^1/_2$ Wochen lang und evtl. über einen noch größeren Zeitraum hinweg gebildet werden. Bei *C. russula* dauert die (Beiß-)Karawane ebenfalls 1 bis $1^1/_2$ Wochen. Tastkarawanen konnten bei den Würfen von Tier 1, 2 und 3 gesehen werden.

Sie bestanden allerdings jeweils nur aus zwei Tieren, meistens der Mutter und einem Jungtier. Die Kontaktaufnahme war lockerer als bei den Riesenspitzmäusen. Das Muttertier unterbrach oft durch plötzliches Fortlaufen den Kontakt, so daß das Junge Mühe hatte, die Fühlung wieder aufzunehmen. Oft schloß sich das jeweilige Jungtier nicht hinten an die Mutter an, sondern es bewegte sich seitlich der Mutter und hielt mit der der Mutter zugekehrten Rüsselflanke den Kontakt aufrecht. Ob sich bei Hausspitzmäusen auch Tastkarawanen ausbilden, bei denen der Karawanenverband streng gewahrt bleibt, müssen weitere Beobachtungen klären.

Karawane mit artgleichen Jungtieren

Bei beiden Arten, *C. olivieri* und *C. russula,* beobachteten wir, daß Jungtiere nicht nur mit der Mutter, sondern auch mit fremden, artgleichen Tieren Karawanen bildeten.

Z. B. war bei der Geburt eines Wurfes von *C. olivieri* I ein zweites, artgleiches Weibchen im Käfig, das den Jungen nichts zuleide tat. Die hohe Zahl von 8 Jungen läßt allerdings die Möglichkeit offen, daß dieses Weibchen ebenfalls etwa zur gleichen Zeit einige Junge geboren hat. Als die Jungen etwa 12 Tage alt waren, setzten wir mehrmals die zwei Weibchen und die Jungen in das Versuchsgehege. Mit beiden Weibchen kam es zur Karawanenbildung. Wenn alle Jungen von einem Weibchen in Karawanenform fortbewegt wurden, war öfter zu beobachten, wie sich das andere der Karawane näherte und durch Betasten oder Überlaufen eines Jungen die Bindung an irgendeiner Stelle der Formation löste. Das geschah manchmal auch dadurch, daß es ein Junges mit den Zähnen am Rücken packte und losriß. Die abgehängten Jungen schlossen sich dann diesem Weibchen an, so daß gleichzeitig zwei kleinere Karawanen zu sehen waren. Das erste versuchte dann, seinen Karawanenverband wieder zu vervollständigen. So ging es manchmal hin und her, wobei die zwei Ketten an Größe zu- und abnahmen.

Eine merkwürdige Verhaltensweise soll in diesem Zusammenhang kurz beschrieben werden, die bei den obigen Versuchen beobachtet wurde.

Am 7. Lebenstag der Jungen lief eines der beiden Alttiere mit einem Jungen im Maul im Gehege herum. Seine Bewegungen waren hastig. Wir hatten uns zuvor in der Nähe des Geheges bewegt, so daß die Erregung damit zusammenhängen könnte. Das andere Weibchen war im Nest. Als das erstere nahe am Nest vorbeikam, kam das zweite heraus, faßte das andere Alttier an der Flanke und versuchte, es ins Nest zu ziehen, was wegen der Querlage des gezogenen Tieres nicht gelang. Es löste daraufhin den Griff und packte es über dessen Schwanzwurzel, um es wiederum ins Nest zu ziehen. Da das andere Tier trotz des im Maul befindlichen Jungen stärker war, zog es das hintere ein Stück vom Nest weg. Diese Verhaltensweise sahen wir noch zweimal an den folgenden Tagen, ohne daß Jungtiere direkt beteiligt waren. Es wäre zu klären, ob hier der Bergungstrieb des Muttertieres angesprochen wurde oder das Verhalten allgemein darauf gerichtet war, gefährdete Artgenossen in Sicherheit zu bringen.

Den Versuch der Karawanenbildung unternehmen Nestlinge auch mit männlichen erwachsenen Artgenossen. In einem Fall beobachteten wir, wie sich eine 14 Tage alte Hausspitzmaus (Junges von Tier 3) in fremder Umgebung an einem fremden Hausspitzmausmännchen neben der Schwanzwurzel festbiß (siehe auch folgender Abschnitt).

Karawanenbildung zwischen artfremden Tieren

Es konnte einigemal beobachtet werden, daß Nestlinge der Art *C. olivieri* an adulten männlichen Hausspitzmäusen *(C. russula)* versuchten, Karawanen zu bilden:

Ein 8 Tage altes Junges von *C. olivieri* V begann, als es von einer männlichen Hausspitzmaus beschnuppert wurde, wie bei einer Aufforderung zur Karawane lebhaft zu fiepen und lief der Hausspitzmaus hinterher, konnte sie jedoch nicht mehr einholen. Ein zweites Jungtier vom gleichen Wurf reagierte auf das Beschnuppern der Hausspitzmaus mit Warnlauten. Am

nächsten Tag, als wir die Versuche wiederholten, biß sich ein Junges im Fell der Hausspitzmaus fest und folgte dieser in Karawane. Das Männchen lief im Kreis herum, wobei es vibrierend den Rüssel bewegte — offenbar war es in großer Erregung — und entfernte schließlich nach ca. 5 Sek. das Jungtier durch Wegstoßen mit dem Rüssel. Ein zweites Junges begann wie am Vortag nach Betasten lebhaft zu fiepen und lief der Hausspitzmaus hinterher. Zwei weitere Junge stießen bei der Begegnung Warnlaute aus.

Karawanenbildung mit junger Labormaus (Mus musculus)

Zunächst sei kurz die Vorgeschichte dieser Beobachtung wiedergegeben: In das Gehege einer ♀ Hausspitzmaus (Tier 1), die gerade 14 Tage alte Junge hatte, legten wir eine ca. 2½ Wochen alte Labormaus. Als die Spitzmausmutter die Labormaus entdeckte, lief sie — offensichtlich in großer Erregung — lebhaft herum und kehrte dabei immer wieder zu dieser zurück. Schließlich schmiegte sie ihren Rüssel tastend auf das Junge. Das Verhalten entsprach demjenigen, wie es das Alttier bei der Karawanenaufforderung gegenüber ihren eigenen Jungen zeigte. Schließlich wurde die Labormaus mit der Schnauze an der linken hinteren Extremität gepackt und ins Nest eingeholt. Dann holte das Alttier Blätter und Halme herbei, um diese ins Nest einzubauen. Wenige Stunden später sahen wir die Labormaus an der Hausspitzmaus saugen. Wir ließen sie deshalb im Nest der Spitzmaus und konnten feststellen, daß sie häufiger saugte als deren eigene Junge. Sie wurde allerdings krank und deshalb gaben wir sie nach 10 Tagen wieder ihrer Mutter zurück.

Nach dem Einholen der Labormaus durch die Spitzmausmutter hatten sich die verschiedenartigen Nestlinge bald aneinander gewöhnt. Wir konnten einige Tage später wiederholt beobachten, wie eine junge Spitzmaus in Tastkarawane hinter der Labormaus hinterherlief, wenn letztere sich nach Kontaktnahme von ihr fortbewegte (Tab. 1).

In einem weiteren Versuch legten wir zwei junge Labormäuse in das Gehege von *C. olivieri* II, die gerade sechs Tage alte Junge hatte. Die Labormäuse waren etwa in dem Alter der jungen Spitzmäuse. Sie wurden ebenfalls ins Nest geholt, dort jedoch gefressen. Weitere Versuche wurden deshalb unterlassen, obgleich anzunehmen ist, daß andere Muttertiere der Art *C. olivieri* sich ähnlich wie die Hausspitzmaus verhalten würden.

Über die Duldung von Mäusen durch Spitzmäuse liegt auch eine Beobachtung von Wahlström (1929) vor. Der Autor hatte eine junge Hausmaus in das Nest einer Feldspitzmaus gegeben. Nach 12 Stunden war die Hausmaus noch unversehrt.

Die Rolle der Sinne bei der Karawanenbildung

Es sei darauf hingewiesen, daß wir keine systematischen Versuche zur Klärung des Karawanenverhaltens durchgeführt haben, da unsere Zielsetzungen damals anderer Art waren. Die nachfolgend aufgeführten Beobachtungen geben jedoch wichtige Hinweise, aus denen sich bereits bestimmte Schlußfolgerungen ziehen lassen.

Geruch- und Tastsinn: Insgesamt neun Versuche mit *C. olivieri* und *C. russula* zeigten, daß adulte Labormäuse, die mit sterilisierten Federzangen am Fell des Kopfes gepackt und vorsichtig an junge Spitzmäuse im Alter von 12 bis 22 Tagen herangeführt wurden, von letzteren durch Warnlaute und Beißen abgewehrt wurden, auch wenn wir, wie in drei dieser Versuche, die Karawanenaufforderung durch Lenken des Kopfes der Labormaus imitierten. Nur in einem Fall war keine Abwehrreaktion zu erkennen. Ferner wurde dreimal eine adulte Labormaus in das Gehege 13 Tage alter Hausspitzmäuse gesetzt und die erste Begegnung beobachtet. Jedesmal stießen die Jungen Warnlaute aus, die die Labormäuse zurückschrecken ließen. Herter (1957) berichtet, daß junge Feldspitzmäuse dazugesetzte Hausmäuse beschnuppern, ohne daß es zur Karawanenbildung kommt. In einem weiteren Versuch setzten wir 13 Tage alte Jungtiere einer Riesenspitzmaus (Tier V) bzw. 14 Tage alte Hausspitzmäuse in fremde Umgebung und näherten uns ihnen mit einem geruchsfreien Wattebausch, der mit einer sauberen Federzange gehalten wurde. Dabei achteten wir darauf, daß keine Störungen, etwa durch Geräusche, verursacht wurden. Bei Berührung mit dem Wattebausch wird dieser von den Jungen kaum beschnuppert bzw. sie wenden sich von ihm ab. Ab und zu hört man bei der Berührung oder kurz zuvor Warnrufe. Wattebäusche, die zuvor an den Moschusdrüsen der Mutter entlanggerieben wurden bzw. drei Tage im heimischen Nest lagen, werden dagegen

lebhaft beschnuppert und bei Fortbewegung auch verfolgt. Z. T. versuchen die Jungen an dem Wattebausch hochzuklettern und zweimal nähern sie sich der Watte bereits, als diese noch einige cm entfernt ist. Zu einem Hineinbeißen in die Watte nach Imitation der Karawanenaufforderung (vibrierende Tastbewegungen am Kopf der Jungen) konnten wir die Jungen nicht bewegen. Insgesamt wurden 12 derartige Versuche durchgeführt. Sie zeigen, daß im Alter von zwei Wochen der Nestgeruch bzw. der Geruch der Mutter wahrgenommen wird.

Gehör: Vier Würfe der Hausspitzmaus und drei Würfe Riesenspitzmäuse wurden auf ihre Reaktion auf Geräusche untersucht. Etwa 30 cm von den Nestlingen entfernt erzeugten wir Schnalzlaute mit den Fingern oder mit den Lippen. Die Jungen reagierten darauf bereits am 12. bis 15. Lebenstag, indem sie den Rüssel hoben und schnupperten. Am 15. und 16. Tag richteten 5 von 11 Jungen den Rüssel bereits in die Richtung des Geräusches. Wie schon erwähnt wurde, ist im Alter von 10—11 Tagen der Gehörgang bereits offen. VLASAK (1972) berichtet, daß er bei Gartenspitzmäusen bereits im Alter von 10 Tagen Schreckreaktionen beim Zerknittern von Papier feststellen konnte. Daß die Sinne bei der Karawanenbildung eine bedeutende Rolle spielen und ihre Weiterentwicklung schließlich zur Auflösung der Karawane beiträgt, wird in der Diskussion noch erläutert werden.

Sonstige Verhaltensbeobachtungen

Markierungsverhalten (?): Einige Male wurde beobachtet, wie 21 bis 30 Tage alte Junge von *C. olivieri* III bei der Kotabgabe eine Art Handstand machen, wie man dies auch bei adulten Tieren sehen kann: Auf die Vorderextremitäten gestützt, richten sie den Körper nach oben, wobei der Bauch und die hinteren Extremitäten gegen die Gehegewand gelehnt werden. Der Kot wird dabei in einigen cm Höhe gegen die Gehegewand gepreßt. Dieses Verhalten kann man auch bei *C. russula* beobachten. Wenn ein Gehege längere Zeit bevölkert ist, sieht man die Kotballen an verschiedenen Stellen der Gehegewand und oft auch angehäuft hängen. Es besteht die Möglichkeit, daß dieses Verhalten, das auch bei der Feldspitzmaus beobachtet wurde (WAHLSTRÖM 1929), im Zusammenhang mit der Markierung und Territorialabgrenzung steht.

Spaltensuchen: ZIPPELIUS (1958) beobachtete, daß junge Waldspitzmäuse sich gerne unter Gegenstände schieben. Enge Spalten werden durch Bewegungen mit der Schnauze zu erweitern versucht. Das gleiche gilt auch für die beiden von uns beobachteten Arten: Wenige Tage, z. B. vier bis fünf Tage alte Junge, die wir in die Hand nahmen, versuchten ihren Rüssel zwischen die Finger hineinzustecken und stemmten dabei mit großer Anstrengung die Finger auseinander. FRANK (1954) bezeichnet dieses Verhalten, das er ebenfalls bei jungen Feldspitzmäusen beobachtete, treffend als Spaltenbohren. Bei der Etruskerspitzmaus sah VOGEL (1970) das Spaltenbohren erstmals am vierten Lebenstag.

Kratz- und Putzbewegungen: Kratzbewegungen sahen wir bei *C. olivieri* am 10. Lebenstag. Die Bewegungen — in diesem Fall der Hinterextremitäten — wirkten noch sehr unbeholfen. Die Zehen erreichten dabei nicht immer das Fell, das gekratzt werden sollte, sondern bewegten sich in der Luft hin und her. Das Putzen nach dem Fressen wurde bereits im Abschnitt Beuteerwerb kurz beschrieben.

Diskussion

Die Beobachtungen über die Jugendentwicklung der im subtropischen Bereich vorkommenden *C. olivieri* unterscheiden sich nicht wesentlich von denen, die an einheimischen Arten der Weißzahnspitzmäuse gemacht wurden. Die Entwicklung der äußeren Sinne, Längenwachstum, Gewichtszunahme und auch die Entwicklung des Verhaltens sind sehr ähnlich.

Im Mittelpunkt des Interesses stand eine für Weißzahnspitzmäuse spezifische Verhaltensweise: die Karawanenbildung. Normalerweise werden beim Jungentransport der Kleinsäuger die Jungtiere einzeln von der Mutter im Maul fortgetragen. Die Bil-

dung von Karawanen hat gegenüber dem Einzeltransport große Vorteile. Oft wird der ganze Wurf bei Störungen auf einmal fortbewegt. Bei Beunruhigung war auch die Bereitschaft zur Bildung von Karawanen besonders groß.

Bei den Weißzahnspitzmäusen wurde die Karawanenbildung, wenn man die vorliegende Untersuchung berücksichtigt, bei insgesamt acht Arten nachgewiesen. Bezeichnenderweise beobachtete man dieses eigentümliche Verhalten nie bei Rotzahnspitzmäusen, obgleich über deren Jugendentwicklung gründliche Untersuchungen vorliegen (vergl. z. B. ZIPPELIUS 1958). Karawanenbildungen sind auch bei Nagern nachgewiesen worden. KAHMANN (siehe EIBL-EIBESFELDT 1958) beobachtete beim Gartenschläfer *Eliomys quercinus* Karawanen, bei denen die Jungtiere, die sich in eine Kette formierten, Brust und Vorderextremitäten auf den Rücken des Vordermannes lehnten und sich mit den Hinterextremitäten fortbewegten. Die Karawane der Gartenschläfer wird gewöhnlich von der Mutter angeführt. Sie bewegt sich im Geäst und durch Gestrüpp. Ähnliches kann man auch bei Spitzmäusen beobachten. Bei *C. olivieri* sahen wir im Labor Karawanen sich über Hindernisse, durch dichtes Gestrüpp und auch an steilen Hängen bewegen. Es treten verschiedene Formen der Karawane auf (Einerreihe, Doppelreihe u. a.), die den jeweiligen Verhältnissen angepaßt werden können. So wird sich im Gestrüpp sehr bald eine Einerreihe ausbilden, da auf diese Weise der Fortbewegung am wenigsten Widerstand entgegengebracht wird. Das wies auch NIETHAMMER (1950) in einer Freilandbeobachtung für die Hausspitzmaus nach. Bei der Feld- und Gartenspitzmaus sind ebenfalls verschiedene Karawanenformen bekannt geworden (ZIPPELIUS 1958; HANZAK 1966; VLASAK 1972).

Der Beginn der Karawanenbildung liegt bei *C. olivieri* und *C. russula* im Alter von 6 bis 11 Tagen. Bei den Würfen der einen als auch der anderen Art sind Differenzen von mehreren Tagen feststellbar. Anfangs beißen sich die Jungen noch ungerichtet bei der Mutter oder beim Vordermann fest: am Bauch, Rücken, Flanke, Extremitäten und anderen Körperteilen. Es ist eine gewisse Einübungszeit nötig, ehe sich die Karawane richtig formiert. Auch der Zeitraum der Karawanenbildung war bei den Versuchstieren unterschiedlich (Tab. 1). Bei *C. russula* sahen wir in einem Fall noch am 19. Tag eine Beißkarawane und bis zum 21. Tag tastkarawanenähnliche Formationen. Bei *C. olivieri* wurden von uns Tastkarawanen bis zum 31. Lebenstag festgestellt. DRYDEN (1968) erwähnt Tastkarawanen auch für *Suncus murinus*. Er schreibt, daß in der Karawane „zuweilen der Kontakt auf eine Berührung der Vibrissen der Schnauze und des Schwanzes der Teilnehmer beschränkt blieb. So folgte ein Tier dem anderen, jedoch mit großer Gewandtheit“ (übersetzt von den Verfassern). Ansätze für Tastkarawanen wurden oben für *C. russula* beschrieben. Hier sind jedoch noch genauere Untersuchungen erforderlich. In Tabelle 2 werden Daten über Beginn und Dauer der Karawane bei verschiedenen Arten, die von anderen Autoren und uns ermittelt wurden, zusammengestellt. Der Karawanenbeginn wird, mit Ausnahme von *Suncus etruscus*, für den 6. bis 8. Lebenstag angegeben, wobei zu berücksichtigen ist, daß genaue Zeitangaben wegen des allmählichen Erlernens dieser Verhaltensweise schwer möglich sind. Große Differenzen ergeben sich bei den Angaben über das Alter, in dem sich die Jungen befanden, als die letzte Karawane beobachtet wurde. Wir stellten bei den von uns untersuchten Arten auch größere intraspezifische Unterschiede fest (vgl. Tab. 1, z. B. *C. russula* 1 und 4).

Über die Rolle der Sinne bei der Karawanenbildung liegen bislang keine grundlegenden Untersuchungen vor; es sind jedoch zahlreiche Beobachtungen bekannt, die zusammengenommen bereits gewisse Schlußfolgerungen zulassen. Beim Einüben der Karawane betastet die Mutter gewöhnlich bei beiden untersuchten Arten ausführlich ihre Jungen ehe die Kettenbildung zustande kommt. Auch im fortgeschrittenen Alter, wenn die Karawane sich bereits ohne ausführliche Aufforderung formiert, wird das Betasten seitens der Mutter intensiviert, wenn die Jungen sich nicht anschließen wol-

Tabelle 2

Alter der Jungen verschiedener Crocidurinae-Arten während der Karawanenbildung

	Erste Beobachtung einer Karawane am	Letzte Beobachtung einer Karawane am
C. suaveolens	8. Tag (Hanzak 1966) 6. Tag (Vlasak 1972)	20. Tag (Hanzak 1966) 14. Tag (Vlasak 1972)
C. russula	7. Tag (Fons 1972; Grünwald und Möhres 1974)	21. Tag (Grünwald und Möhres 1974)
C. russula monacha	6. Tag (Hellwing 1973)	22. Tag (Hellwing 1973)
C. leucodon	7. Tag (Zippelius 1957)	18. Tag (Zippelius 1957) 23. Tag (Wahlström 1930)
C. olivieri	6. Tag (Grünwald und Möhres 1974)	31. Tag (Grünwald und Möhres 1974)
C. bicolor	7. Tag (Ansell 1964)	14. Tag (Ansell 1964)
C. hirta	—	18. Tag (Meester 1960)
S. etruscus	10. Tag (Vogel 1970)	16. Tag (Vogel 1970)

len. Wir sahen öfter, wie *C. russula* 3 ihre Jungen nicht nur betastete, sondern in Erregung ihnen in die Mundpartie biß, offensichtlich, um ihrer Aufforderung Nachdruck zu verleihen. Aus dem Gesagten darf geschlossen werden, daß dem Tastsinn bei der Karawanenbildung, insbesondere in der Einübungszeit, eine besondere Bedeutung zukommt. Später ist ein Betasten seitens der Mutter nicht mehr nötig. Der Geruchsinn hat bei der Orientierung der Nestlinge ebenfalls Bedeutung. Die Attrappenversuche mit Wattebäuschen zeigten die leitende Funktion des Geruchs der Mutter, bzw. des Nestgeruchs bei der Orientierung der Jungen im karawanenbildenden Alter. Es sei in diesem Zusammenhang erwähnt, daß nach Untersuchungen von Vlasak (1972) 5 bis 6 Tage alte Gartenspitzmäuse bereits Nestmaterial in fremder Umgebung wahrnehmen. Zippelius (1957) gelang es, mit einer toten Feldspitzmaus junge Feldspitzmäuse zur Karawanenbildung zu veranlassen, dagegen blieben Versuche mit artfremden Attrappen erfolglos. Unter dem Einfluß des Nestgeruchs lösen sich Karawanen alsbald wieder auf (Wahlström 1930; Möhres 1951).

Der Lichtsinn hat offensichtlich für die Karawanenbildung keine besondere Bedeutung, zumal sich die Augen bei den von uns beobachteten Arten erst am 12. bis 16. Tag öffnen. Über die untergeordnete Rolle des Lichtsinns für die Orientierung wurde bereits an anderer Stelle berichtet (Grünwald 1969). Das Gehör dürfte beim Einüben der Karawane noch keine wesentliche Rolle spielen. Die Ohren sind erst am 10. bis 11. Tag offen und erst am 15. bis 16. Tag konnten wir ein gerichtetes Reagieren auf von uns erzeugte Laute (Schnalzgeräusche mit den Fingern oder Lippen) feststellen. Man kann öfter bei der Karawanenbildung ein leises Wispern der Mutter hören. Es tritt jedoch nicht regelmäßig auf, und deshalb dürfte ihm in diesem Zusammenhang keine entscheidende Bedeutung zukommen. Wir sahen allerdings umgekehrt, daß durch die Fieplaute der verlassenen Jungen die Mutter zur Karawanenbildung veranlaßt wird. Im Alter von 2 bis 3 Wochen lockert sich die Bindung im Karawanenverband. Die feste Kette löst sich allmählich auf, bei *C. olivieri* geht die Beißkarawane in eine Tastkarawane über. Wird in der Tastkarawane der Anschluß verloren, was häufig durch plötzliches Loslaufen der Mutter geschieht, so stellen die Jungen den Tastkontakt unverzüglich wieder her, indem sie hinter ihr herlaufen. Dieses

schnelle Anschlußfinden ist nur so zu erklären, daß die Sinne inzwischen geschärft und ihr Gebrauch im Dienste der Orientierung eingeübt wurde. Wir hatten gesehen, daß der Geruch der Mutter bereits auf kurze Entfernung wahrgenommen wird (s. Attrappenversuche). Da ferner ein Richtungshören vorhanden ist, liegt eine akustische Wahrnehmung der fortlaufenden Mutter bzw. eines Teils des Karawanenverbandes im Bereich des Möglichen. Durch die Weiterentwicklung der Sinne, z. B. des Gehörsinns, kann offensichtlich der Beißkontakt im Karawanenverband durch den Tastkontakt abgelöst werden. Daß die Schärfung der Sinne sich auch auf das sonstige Orientierungsverhalten positiv auswirkt, ist als selbstverständlich anzusehen.

Wahlström (1930) vermutet, daß die Kettenbildung bei der Feldspitzmaus durch Umweltreize ausgelöst wird, die eine Beunruhigung zur Folge haben. Diese Annahme wird durch die vorliegenden Beobachtungen bestätigt: Karawanen lassen sich am leichtesten auslösen, wenn eine Gefahrensituation gegeben ist, sei es, daß Beunruhigung am Nest auftritt oder die Jungen sich aus dem sicheren Nest entfernt haben bzw. sich in fremder Umgebung befinden, wo die gewohnten Orientierungsmarken fehlen. In diesen Fällen werden die Muttertiere veranlaßt, ihre Jungen an einen sicheren Ort zu bringen. Wenn die Mutter nicht zugegen ist, wird der Karawanenkontakt auch mit anderen Artgenossen (♂ und ♀) oder artfremden Spitzmäusen gesucht. Zippelius (1957, 1958) beobachtete Karawanenbildungen von jungen Feldspitzmäusen mit fremden, artspezifischen adulten Männchen und Weibchen. Die Karawanen lösten sich jedoch infolge der schlechten Anpassung des Leittiers schnell auf. Daß Feindgeruch die Bildung von Karawanen auslösen kann, wurde bereits an anderer Stelle berichtet (Möhres 1951). Haben sich die Nestlinge an Fremdgeruch gewöhnt, wie etwa im oben geschilderten Beispiel, bei dem sich eine junge Labormaus tagelang im Nest eines Wurfs von Hausspitzmäusen befand, so wird der Fremdling trotz seines artfremden Geruchs beim Fortlaufen in Tastkarawane verfolgt. Diese Verhaltensweise dürfte damit im Zusammenhang stehen, daß Spitzmäuse, soweit sie zusammenleben, häufig in gegenseitiger Fühlungnahme stehen, insbesondere dann, wenn eine Gefahrensituation gegeben ist. Beim Fortlaufen eines Tieres versucht dann das andere, den Kontakt wieder herzustellen.[1]

Danksagung

Herrn Dr. H. Hoogstraal, Head, Dept. of Medical Zoology, Naval Medical Research Unit 3, Kairo, verdanken wir die Beschaffung von *C. olivieri.* Herr Realschulkonrektor D. Schüz aus Ludwigsburg gab uns auf Grund seiner Kenntnisse über Haltung und Zucht von Spitzmäusen wertvolle Anregungen. Danken möchten wir auch Herrn Stud.-Ref. M. Grünwald, Rottenburg/Neckar, für seine Mithilfe bei der Haltung der Tiere und der Durchführung der Versuche. Die Arbeit wurde durch Mittel der Deutschen Forschungsgemeinschaft unterstützt.

Zusammenfassung

1. Bei der Ägyptischen Riesenspitzmaus *Crocidura olivieri* Lesson wurden Jugendentwicklung und Karawanenbildung beobachtet. Zum Vergleich sind entsprechende Beobachtungen (eigene und solche anderer Autoren) an anderen Spitzmaus-Arten wiedergegeben.

[1] Nach Abfassung des Manuskriptes erhielten wir Einblick in eine weitere Arbeit von Vlasak aus dem Jahr 1973 über den „Vergleich der postnatalen Entwicklung der Arten *Sorex araneus* L. und *Crocidura suaveolens* (Pall.) mit Bemerkungen zur Methodik der Laborzucht (Insectivora: Soricidae)“, erschienen in Vestnik Cs. spol. zool. **3**, 222—233. Nach dieser Untersuchung ist die Entwicklung bei den Neonaten der Art *Sorex araneus* nicht so weit fortgeschritten wie bei *Crocidura suaveolens,* der Zeitpunkt der Entwöhnung und die Dauer der postnatalen Entwicklung stimmen jedoch nahezu überein. Bei *Sorex araneus* stellte der Verfasser erstmals am 11. Lebenstag ein geruchliches Wahrnehmungsvermögen fest, und am 15. Tag erfolgte eine eindeutige Reaktion auf akustische Reize. Weibliche Tiere dieser Art werden unter Laborbedingungen im Alter von zwei bis drei Monaten geschlechtsreif.

2. Die Beobachtungen erstrecken sich auf das Wachstum, die Gewichtszunahme, die Entwicklung der Sinne und das Verhalten, insbesondere das Verhalten bei der Karawanenbildung.
3. Für *Crocidura olivieri* wurde die Bildung von Karawanen nachgewiesen. Je nach Alter und Situation wird bei dieser Art der Kontakt durch Festbeißen oder lediglich durch Tasten hergestellt. Das Karawanenverhalten wurde mit dem anderer Arten der UF Crocidurinae verglichen. Ansätze zur Karawanenbildung konnten auch zwischen artfremden Spitzmäusen bzw. mit Labormäusen *(Mus musculus)* als Leittieren beobachtet werden.
4. Die Entwicklung der Sinne und des Verhaltens vollzieht sich bei den bisher untersuchten Arten recht ähnlich.

Summary

Observations on postnatal development and caravan formation of white toothed shrews (Soricidae-Crocidurinae)

1. The postnatal development and caravanning of the Egyptian Giant Shrew *Crocidura olivieri* Lesson was studied. Comparable observations (own observations and observations of other authors) of other species of shrews are described.
2. The observations refer to growth, increase in weight, development of senses, and to behaviour, mainly the behaviour of caravan formation.
3. The formation of caravans was proved for *Crocidura olivieri.* According to the age or specific situation at this species the contact of the animals in the caravans is achieved by biting or only by touching. The behaviour of caravan formation of this species was compared with other species of the subfamily Crocidurinae. Beginnings in the caravan formation could be also observed between alien species or with laboratory mice *(Mus musculus)* as leading animals.
4. The development of senses and of behaviour resembles at all species which were investigated so far now.

Literatur

Ansell, W. F. H. (1964): Captivity behaviour and post-natal development of the shrew *Crocidura bicolor.* Proc. Zool. Soc., London, **142**, 123—127.

Conaway, C. H. (1958): Maintenance, reproduction and growth of the least shrew in captivity. J. Mammal. **39**, 507—512.

Dryden, G. L. (1968): Growth and development of *Suncus murinus* in captivity on Guam. J. Mammal. **49**, 51—62.

Eibl-Eibesfeldt (1958): Das Verhalten der Nagetiere. Handbuch der Zoologie **8**, 10 (13), 1—88, Berlin.

Flower, M. (1931): Contribution to our knowledge of the duration of life in vertebrate animals — Mammals. Proc. Zool. Soc., London.

Fons, R. (1972): La musaraigne musette *Crocidura russula* (Hermann, 1780). Science et Nature **112**, 23—28.

Frank, F. (1954): Zur Jugendentwicklung der Feldspitzmaus (*Crocidura leucodon* Herm.). Bonn. zool. Beitr. **5**, 173—178.

Grünwald, A. (1969): Untersuchungen zur Orientierung der Weißzahnspitzmäuse *(Soricidae — Crocidurinae).* Z. vergl. Physiologie **65**, 191—217.

Hanzak, J. (1966): Zur Jugendentwicklung der Gartenspitzmaus *Crocidura suaveolens* (Pallas) 1821 (tschechisch). Lynx, Prag, **6**, 67—74.

Hellwing, S. (1971): Maintenance and Reproduction in the White Toothed Shrew, *Crocidura russula monacha* Thomas, in Captivity. Z. Säugetierkunde **36**, 103—113.

— (1973): The postnatal development of the white-toothed Shrew *Crocidura russula monacha* in captivity. Z Säugetierkunde **38**, 257—270.

Herter, K. (1957): Das Verhalten der Insektivoren. Handbuch der Zoologie **8**, 10 (10), 1—50, Berlin.

Hoogstraal, H. (1962): A brief review of the contemporary land mammals of Egypt (including Sinai). 1. Insectivora and Chiroptera. J. Egypt. Publ. Hlth. Assoc. **37**, 145—162.

Meester, J. A. J. (1960): Shrews in captivity. Afr. Wild Life **14**, 57—63.

Möhres, F. P. (1951): Spitzmäuse. Kosmos, Stuttgart, 103—107.

Niethammer, G. (1950): Zur Jungenpflege und Orientierung der Hausspitzmaus (*Crocidura russula* Herm.) Bonn. zool. Beitr. **1**, 117—125.

Schacht, H. (1910): Hausspitzmaus (*Crocidura araneus*). Zool. Beobachter **51**, 318—319.

Vlasak, P. (1972): The biology of reproduction and post-natal development of *Crocidura suaveolens* Pallas, 1811 under laboratory conditions. Acta Universitatis Carolinae — Biologica. 1970, 207—292.

Vogel, P. (1969): Beobachtungen zum intraspezifischen Verhalten der Hausspitzmaus (*Crocidura russula* Hermann, 1870). Revue Suisse Zool. **76**, 1079—1086.
— (1970): Biologische Beobachtungen an Etruskerspitzmäusen (*Suncus etruscus* Savi, 1832). Säugetierkunde **4**, 157—185.
Wahlström, A. (1929): Beiträge zur Biologie von *Crocidura leucodon* (Feldspitzmaus). Z. Säugetierkunde **4**, 157—185.
— (1930): Eine Spitzmauskarawane. Kosmos, Stuttgart, **27**, 256.
Zippelius, H. (1957): Zur Karawanenbildung bei der Feldspitzmaus (*Crocidura leucodon*). Bonn. zool. Beitr. **8**, 81—84.
— (1958): „Karawanen" bei der Feldspitzmaus. Kosmos, Stuttgart, 2—6.
— (1958): Zur Jugendentwicklung der Waldspitzmaus, *Sorex araneus*. Eine verhaltenskundliche Studie. Bonn. zool. Beitr. **9**, 120—129.

Anschriften der Verfasser: Dr. Alfons Grünwald, Landesamt für Umweltschutz Rheinland-Pfalz, 6504 Oppenheim, Amtsgerichtsplatz 1. Prof. Dr. Franz Peter Möhres, Zoophysiologisches Institut der Universität Tübingen, D - 7400 Tübingen, Hölderlinstr. 12

Eine weitere Bürstenhaarmaus aus dem Kivugebiet: *Lophuromys cinereus* spec. nov. (Muridae; Rodentia)

Von F. Dieterlen und K. G. Gelmroth[1]

Eingang des Ms. 28. 2. 1974

Einleitung

Die Tier- und Pflanzenwelt des neugeschaffenen Kahuzi-Biega-Nationalparks im östlichen Zaire war in den Jahren 1971/72 Ziel einer intensiven ökologischen Forschungstätigkeit, durchgeführt vom I. R. S. A. C. in Lwiro/Bukavu und unterstützt von der Verwaltung des Nationalparks. Die Autoren waren dabei mit der Erfassung und ökologischen Definierung der Kleinsäugerfauna beschäftigt — eine Aufgabe, zu der es bisher erst Ansätze gab (Rahm und Christiaensen 1963).

Die Parkgrenzen umschließen ein oberhalb 2000 m liegendes und bis zu den Berggipfeln (3300 m) reichendes, ca. 600 km² großes Gebiet auf dem westlichen Rand des zentralafrikanischen Grabenbruches, das sich aus einer Vielfalt von Lebensräumen zusammensetzt: dichter Primärwald montaner Prägung, lichte, überwiegend sekundäre Waldbestände, Bambuswälder, Baumheidekrautzonen in der Gipfelregion usw. Schließlich werden große Flächen von Sumpf eingenommen, einem Großbiotop, der bei der Erfassung von Kleinsäugerfaunen auch in anderen Gebieten Afrikas stets vernachlässigt wurde. Einige kleinere Sümpfe in der tiefer gelegenen Anbauzone des Kivugebietes hatte Dieterlen (1967a, 1967b, 1969) teilweise schon bearbeitet. Es war jedoch zu erwarten, daß die inmitten unberührter montaner Vegetation bis zu 2300 m hoch gelegenen Sümpfe des Kahuzi-Biega-Parks eine andere Kleinsäugerfauna bergen würden.

Für unsere Fänge wählten wir die Sümpfe Muzizi und Mukaba (nördlich der

[1] Mit Unterstützung der Stiftung Volkswagenwerk.

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 337—342
© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

gleichnamigen Station) und führten im letzteren Gebiet zunächst drei Fangperioden im Abstand von je zwei Monaten durch. Unter der Ausbeute fielen zwei graue Bälge auf, die sofort als zur Gattung *Lophuromys* gehörend erkannt wurden, jedoch völlig unbekannt waren, da eine graue *Lophuromys*-Art bisher nicht existierte.

In der Hoffnung, weitere Stücke dieser neuen Form zu erbeuten, wurden noch zwei weitere im Mukaba-Sumpf und zwei erste Fangaktionen im Muzizi-Sumpf durchgeführt. Trotz eines Gesamtfangs von 355 Kleinsäugern blieb es bei den beiden grauen *Lophuromys*-Exemplaren. Jedoch konnten neun Stück des seltenen *L. medicaudatus,* der irrtümlicherweise lange unter dem Namen *L. luteogaster* gelaufen war und sich nun ebenfalls als neue Art entpuppte (Dieterlen 1974, im Druck), dort gefangen und die aus mindestens 17 Arten sich zusammensetzende Kleinsäugerpopulation wohl überwiegend erfaßt werden.

Beschreibung

Material: Typus Nr. SMNS 18046, ♀ jungadult, gef. 31. 12. 1971
Sammelnummer K 1212
Paratypus, Nr. SMNS 18045, ♀ semiadult, gef. 10. 8. 1971
Sammelnummer K 508
Marais Mukaba, Parc National du Kahuzi-Biega (Zaire)
Koordinaten: 28° 41' E; 02° 16' S

Färbung: Adultes Tier: Gesamtfärbung ist ein bräunliches Grau. Die meisten Haare haben im apikalen Teil — aber nicht bis zur Spitze, die schwärzlich ist — eine schmale, aber intensiv bräunlich-gelbe Zone. Sie mißt nur 5—10 % der Gesamtlänge des Haares. Nach unten zu wird die Färbung mittelgrau, und die basalen ²/₃ der Gesamtlänge sind hellgrau. Das noch nicht erwachsene Stück wirkt an der Oberseite mausgrau bis dunkelgrau. Die braungelbe Ringelung der Rückenhaare macht sich noch kaum bemerkbar, weil diese Haare noch nicht zahlreich genug und die Färbung noch nicht so intensiv ist. Die Unterseite ist beim adulten Tier in der Kehlgegend hellgrau, sonst überall mittelgrau. Das semiadulte Stück ist überall hellgrau, nach den Flanken hin dunkelgrau gefärbt. Bei beiden Stücken ist das Fell an der Schnauze schwarzgrau, es hebt sich deutlich ab und wirkt wie schwarz. Ebenso sind Vorder- und Hinterfüße schwarzgrau gefärbt. Die schwarzpigmentierten Ohren tragen beim semiadulten Tier kurze schwarze Härchen, beim adulten schwarze und bräunliche. Die Schwanzhaut ist rundum schwarz; oberseits sind die Borsten schwarz, unterseits weißgrau. Ihre Länge beträgt ungefähr drei Schwanzringbreiten.

Körper- und Schädelmaße: siehe Tab. 1.

Zahnmerkmale: Die längsmediane Höckerreihe (t2, t5, t8) von M^1 und M^2 ist relativ stark nach hinten geneigt. Am M^1 ist der t1 größer als t3, was den Verhältnissen der Mehrzahl der Arten entspricht. Zwischen t3 und t6 ist beim Paratypus ein akzessorischer Höcker ausgebildet, was ebenfalls nichts Ungewöhnliches für die in einigen Molarenmerkmalen sehr variable Gattung ist (Abb. 1).

Merkmale des Verdauungstraktes (vgl. Dieterlen, in Vorbrtg.): Der Magen trägt die für die ganze Gattung typische Anhangsdrüse. Sie ist relativ klein und kompakt gebaut, nicht zum wurstförmigen Typus gehörend. Die Mageninhalte beider Stücke wurden untersucht. Sie waren intensiv dunkelbraun gefärbt, was irgendwie mit dem Sumpfbiotop zusammenhängen muß. Etwa 60 % stammten von animalischer Kost, unter der sich schlecht zerkaute graue Fleischstücke, wahrscheinlich von Mollusken, befanden, ferner ca. 1 mm lange häutige, perlmuttartig schimmernde Gebilde, vermutlich Eier.

Tabelle 1

	SMNS 18046	SMNS 18045
Kopfrumpflänge	110	100
Schwanzlänge	65	—
Hinterfußlänge mit Krallen	22	21,5
Ohrlänge	17	17
Gewicht	45 g	30 g
gr. Schädellänge	ca. 280	ca. 270
Nasallänge	102	105
Interorbitalbreite	57	60
obere Molarenreihe	49	48
Breite M^1	17,5	18

Körpermaße (in mm) und Schädelmaße (in $^1/_{10}$ mm). Da beide Schädel beschädigt sind, sind die Schädellängen nur ungefähre Maße

Fortpflanzungszustand: Beim jungadulten Stück enthielt der Uterus eine Placentanarbe, was bedeutet, daß das Tier wahrscheinlich erst einmal mit einem Embryo trächtig gewesen war. Der Uterus des halbadulten Tieres war naturgemäß fadendünn.

Biotop: Der etwa 1 km lange Sumpf ist, knapp 2300 m hoch gelegen, in eine flache Mulde des SW-Fußes des Kahuziberges eingebettet. Die Höhen, die ihn direkt umsäumen, tragen reinen Bambuswald *(Arundinaria alpina)* oder ein Gemisch von Bambus mit typischen Bäumen des Bergwaldes (z. B. *Polyscias fulva, Symphonia* spec.). Der Übergang von den Hügeln ins Sumpfmilieu erfolgt meist direkt oder auf wenigen Metern. Überall im Sumpf dominiert der kennzeichnende *Cyperus latifolius,* der jedoch nach der Mitte hin, wo der Wasserstand höher ist, noch ausschließlicher vertreten ist als in den Randzonen (Abb. 2).

Die Sumpfvegetation ist durch folgende Arten charakterisiert: *Cyperus latifolius, Hypericum lanceolatum, Alchemilla ellembecki, Impatiens burtoni, Erlangea cordifolium, Erlangea ugandensis, Rappanea pulchra, Rubus* spec., *Myrica kandtiana, Erica arborea, Otiophora pauciflora, Osmunda regalis, Crassocephalum picridifolium, Pteridium* spec., *Phyllanthus niruri, Lactuca attenuata, Loranthus* (Parasit auf *Hypericum), Helichrysum cymosum.*

Im Sumpf war der Wasserstand bei unbetretenem Zustand etwa 0—50 cm hoch. Der Pflanzenwuchs, besonders des *Cyperus,* ist aber so dicht, namentlich in vertikaler Richtung, und die dazwischen befindliche Vegetation so dick (Lagerung mehr in horizontaler Richtung), daß für Kleinsäuger keine Wassersgefahr besteht, selbst kaum bei Hochwasser, denn nach schweren Regenfällen — der Wasserspiegel hat sich meist schon nach Stunden wieder nivelliert — läßt die obere Schicht des Untergrundes den Bewohnern immer noch Spielraum.



Abb. 1. Rechte obere Molarenreihe von *L. cinereus* (Paratypus). Am M^1 ist der akzessorische Höcker zwischen t3 und t6 zu sehen



Abb. 2. Blick über den Sumpf hinweg auf Bambuswald und zum Gipfel des Mt. Kahuzi

Diskussion

Das wichtigste äußere Merkmal von *L. cinereus* ist sein graues Haarkleid. Dabei handelt es sich um eine echte graue Grundfärbung, die beim nichterwachsenen Tier sogar ausschließlich vorhanden ist, beim adulten überwiegend. Damit tritt erstmals Grau als Fellfärbung in der Gattung *Lophuromys* auf, bei deren Arten sonst nur braune und rötliche Fellpigmente existieren *(L. flavopunctatus, rahmi, woosnami, sikapusi, luteogaster, nudicaudus)* oder braunolivfarbene und gelbliche *(medicaudatus). L. melanonyx* gehört färbungsmäßig letztlich in die erste Gruppe, wenngleich die Mischung von hellen und bräunlichen Haarzonen auch einen Schimmer von Grau entstehen läßt.

Die für *Lophuromys* so bezeichnenden bürstenartigen Rückenhaare entsprechen in ihrer Harschheit etwa denen von *L. flavopunctatus* und nehmen im Rahmen der Gattung eine Mittelstellung ein (vgl. Dieterlen, in Vorbrtg.).

Mit den Maßen von 110 mm KRL und 45 g Gewicht für ein jungadultes Tier gehört die Art, ähnlich *woosnami* und *flavopunctatus* zu den mittelgroßen Arten. Mit 65 mm Schwanzlänge ist sie eindeutig den kurzschwänzigen Arten, wie *L. flavopunctatus, rahmi, sikapusi, nudicaudus* und *melanonyx* zuzuordnen (vgl. Dieterlen, in Vorbrtg.).

Der Schädel zeigt die Besonderheiten der Gattung, so die geringe interorbitale Einschnürung, die ziemlich schmale Jochbogenplatte und relativ breite vordere Gaumenspalten. Der Schädel von *L. cinereus* ist jedoch ziemlich kurz und gedrungen, worauf die geringe gr. Schädellänge des vermeßbaren jungadulten Tieres und die sehr kurzen Nasalia beider Stücke hinweisen. Damit erinnert *cinereus* an *L. rahmi,* der den relativ kürzesten Schädel der Gattung besitzt.

Von den körperlichen Merkmalen der neuen Art sollen die graue Grundfärbung, die dunkle Schnauzenfärbung und der kurze Schädel hervorgehoben werden. Durch diese Merkmalskombinierung und durch andere Besonderheiten (z. B. Körpergröße) unterscheidet sich *L. cinereus* damit eindeutig von den Arten *L. flavopunctatus* und *rahmi,* die einige andere Merkmale mit ihm teilen (vgl. DIETERLEN, in Vorbrtg.).

Der Magendarmtrakt zeigt die für *Lophuromys* typischen Verhältnisse, ebenso typisch ist die überwiegend insektivore Ernährung.

Eine weitere Besonderheit ist der Biotop. Auch wenn erst zwei Exemplare gefangen wurden oder gerade deshalb (wegen der bisher geringen Fänge in Sümpfen) muß der Sumpf als charakteristisch für *L. cinereus* angesehen werden. Obgleich in den montanen Gebieten bisher mehr als 4000 Kleinsäuger erbeutet wurden, trat diese Art erst auf, als wir in den hochgelegenen Sümpfen fingen. Ähnlich wie *Delanymys brooksi* in Zentralafrika (DIETERLEN 1969) könnte *L. cinereus* also ein ausgesprochener und vielleicht ausschließlicher Sumpfbewohner sein. Auch andere *Lophuromys*arten bewohnen diesen Biotop; in starkem Anteil *L. flavopunctatus,* ein Ubiquist, der in Zentralafrika in fast allen Biotopen anzutreffen ist; ferner in schwächerem Maße *L. woosnami* und schließlich *L. medicaudatus,* dessen bevorzugtes Habitat eben diese Sümpfe, aber auch die montanen Primärwälder sind (DIETERLEN 1974, im Druck).

Zu *L. woosnami, rahmi* und *medicaudatus* ist mit *cinereus* die vierte endemische *Lophuromys*-Art des zentralafrikanischen Montangebietes gekommen und gleichzeitig die sechste, der dieses Gebiet insgesamt bewohnenden Arten der Gattung. Nur drei Arten — *L. sikapusi, nudicaudus* und *melanonyx* — kommen dort nicht vor.

Zusammenfassung

Es wird eine eindeutig graue *Lophuromys*art beschrieben, bei der die bisher für die Gattung kennzeichnenden Braun- und Rotpigmente nicht dominieren. Sie ist mittelgroß, kurzschwänzig und kurzschädelig. Vermutlich kommt sie nur in den über 2000 m hoch gelegenen Sümpfen der Höhen des zentralafrikanischen Grabenrandes vor.

Summary

A further new brush-furred mouse from the Kivu region: Lophuromys cinereus

A new species of *Lophuromys* is described. Its fur is distinctly grey so that the brown and red pigments — typical in *Lophuromys* — are not dominating. It is medium-sized, short-tailed and has a short skull. Its habitats are probably swamps above 2000 m in the montane areas of the central african rift valley region.

Literatur

DIETERLEN, F. (1967 a): Ökologische Populationsstudien an den Muriden des Kivugebietes (Congo). Teil I. Zool. Jb. Syst. **94**, 369—426.

— (1967 b): Eine neue Methode für Lebendfang. Populationsstudien und Dichtebestimmungen an Kleinsäugern. Acta Tropica **24**, 244—260.

— (1969): Zur Kenntnis von *Delanymys brooksi* Hayman, 1962 (Petromyscinae; Cricetidae; Rodentia). Bonn. Zool. Beitr. **20**, 384—395.

— (1974): *Lophuromys medicaudatus* (Muridae; Rodentia) — Beschreibung einer neuen Art auf Grund neuer Ergebnisse zur systematischen Stellung von *Lophuromys luteogaster* Hatt, 1934. Bonn. Zool. Beitr. (im Druck).
— (in Vorbereitung): Die Arten der Gattung *Lophuromys.* Vergleiche an Hand neuer Daten zur Morphologie, Ökologie und Biologie.
Rahm, U.; Christiaensen, A. R. (1963): Les mammifères de la région occidentale du Lac Kivu. Mus. Roy. Afr. Centr. Annales Ser. in 8°, Sci. Zool. 118.

Anschrift der Verfasser: Dr. F. Dieterlen, Staatl. Museum für Naturkunde, 7 Stuttgart 1, Schloß Rosenstein. Dr. K. G. Gelmroth, 23 Kiel, Hardenbergstr. 6

Neue Belege der Philippinischen Streifenratte *Chrotomys whiteheadi* Thomas, 1895

Von M. Temme

Eingang des Ms. 30. 5. 1974

Der im Februar 1895 entdeckte *Chrotomys whiteheadi* ist durch seinen orangefarbenen, schwarz eingefaßten Rückenlängsstreif mit keinem anderen Nager der Philippinen zu verwechseln. Bis in die neuere Zeit lag nur wenig Material vor, und als Lebensraum wird gewöhnlich, so bei Ellerman (1941), der Bergwald im Norden Luzons (2400–2600 m NN) angegeben. Ein Tier, das bereits Whitehead in Manila sah, sollte zwar aus der Provinz Tarlac (Zentral-Luzon) stammen, doch stellte Taylor (1934) die Richtigkeit dieser Angabe in Frage. Bestätigt wird sie aber durch 18 neuere Fänge durch das Rodent Research Center (RRC). Die Tiere wurden an Rändern von Reisfeldern und Zuckerrohrplantagen erbeutet (Barbehenn et al. 1973).

Lange schien die Art auf Luzon beschränkt zu sein, bis Kellogg am 7. Mai 1945 etwa 5 km sse der Stadt San-José auf Mindoro bei nur 60 m NN eine Streifenratte erhielt, die er zur Grundlage einer neuen Unterart *C. w. mindorensis* machte. Kennzeichnend sind nach ihm die längeren oberen und unteren Molarenreihen (s. Tab. 2) sowie die relativ größeren letzten oberen und unteren Backenzähne. Weitere Nachweise von Mindoro fehlten bisher. Alcasid (1971) erwähnt auch den einen Beleg nicht.

Während meines Aufenthaltes im Reisanbaugebiet der „National Investment and Development Corporation (NIDC) Farm“ 15 km nördlich der Stadt San-José im Südwesten Mindoros vom 25. September 1970 bis 29. März 1972 erhielt ich im Zuge intensiver Rattenfangaktionen auch wenige Daten über *Chrotomys whiteheadi:*

1. Anfang Juli 1971 berichteten Arbeiter der Farm über den Fang einer gestreiften Ratte, die aber nicht mehr aufzufinden war.
2. Am 20. November 1971 erhielt ich ein lebendes ♂, das zwei Tage später starb und als gut erhaltener Balg mit komplettem Schädel in meine Sammlung einging. Feldarbeiter hatten das Tier zusammen mit zahlreichen Reisfeldratten *(Rattus argentiventer)* in einem Käfig untergebracht. Der genaue Fundort ließ sich nicht mehr feststellen, doch stammt diese Streifenratte vom Gelände der NIDC-Reisfarm etwas 5 km westlich des Dorfes Central (2–3 m NN).

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 342–345
© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044–3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

3. Vom Manager der NIDC-Farm erhielt ich später zwei weitere Bälge, 1 ♂ und 1 ♀, die sich zuvor in einem kleinen Schaukasten im Labor der Farm befunden hatten. Füße und Schwanzenden fehlten, Schädel und Daten sind nicht vorhanden. Durch das rötliche Stopfmaterial (Reishäcksel) haben sich die Häute etwas bräunlich verfärbt, weichen aber nicht wesentlich von Balg 2 ab. Die Tiere müssen in den Jahren 1967–1969 gefangen worden sein.

Die neueren Belege aus dem Tiefland Luzons seien hier angeschlossen: In der Provinz Nueva Ecija fing J. L. Libay am 18. 2. 1969 ein ♀, nachdem ihm schon vorher ein Nachweis in der Provinz Pampanga gelungen war. L. Uhler fand 3 Tiere am elektrischen Rattenschutzzaun im Versuchsgelände des „International Rice Research Institute (IRRI)“. Im Januar 1973 wurde dort ein weiteres Stück gefunden. F. N. Swink und Mitarbeiter fingen 7 Exemplare in der Provinz Tarlac, wo auch J. P. Sumangil 11 Tiere erbeutete (Barbehenn et al. 1973). Ein großer Teil der Bälge befindet sich in der Sammlung der Smithsonian Institution, Washington D. C. (Sumangil mdl.). Die im Rodent Research Center verbliebenen 4 Bälge, zu denen nur ein Schädel existiert, wurden mir zu Vergleichszwecken überlassen.

Kellogg (1945) hebt Farbunterschiede zwischen den Unterarten *whiteheadi* und *mindorensis* nicht besonders hervor. Mir scheinen die drei Mindora-Bälge heller, nicht so rostfarbig wie die 8 montanen Felle von Luzon, die ich sah (5 National Museum Manila, 3 Holo- und Paratypen British Museum London). Dagegen gleichen die Tieflandbälge von Luzon denen von Mindoro. Die Farbunterschiede könnten darauf beruhen, daß die Felle aus dem Gebirge alt, die aus dem Tiefland aber relativ frisch sind.

Bei einem Tier (Nr. 69595) von Tarlac ist die Bauchseite glänzend cremeweiß, bei allen übrigen *Chrotomys,* die ich sah, hingegen ziemlich uniform hellgrau. Aller-

Tabelle 1

Körpermaße von *Chrotomys whiteheadi* in mm bzw. g

Fundort/Autor Sammlungsnummer	sex	K+R	Schw	Ohr	HF	Gew
Gebirge Nord-Luzons						
Taylor (Holotyp)	—	196	111	—	35	—
Mus. Manila Nr. 447	♂	173	93	22	40[1]	—
Mus. Manila Nr. 165	♀	150	100	22	39[1]	—
Tiefland Luzons						
Nueva Ecija Nr. 335	♀	162	102	20	34	124
Tarlac Nr. 69590	♂	160	103	18	37[1]	159
Tarlac Nr. 69595	♂	180	115	21	38[1]	160
Laguna (IRRI)	♀	181	90	23	38[1]	157
Mindoro						
Kellogg	♂	186	120	—	40[1]	—
Temme Nr. 5	♂	179	112	21	36	115

K + R = Kopfrumpflänge; Schw = Schwanzlänge; HF = Hinterfußlänge; Gew = Gewicht

[1] mit Kralle.

Tabelle 2

Schädelmaße von *Chrotomys whiteheadi* in mm

Fundort/Autor Sammlungsnummer	sex	Gtl	Onl	Zyg	Nasl	Forinc	M^1—M^3	M_1—M_3
				Gebirge Nord-Luzons				
TAYLOR (Holotyp)	—	—	38,0	21,7	13,3	4,4	5,2	—
Mus. Manila Nr. 62278	—	—	—	20,9	13,1	4,4	5,1	5,7
Mus. Manila Nr. B-565	♂	—	—	—	12,3	4,0	5,3	5,6
				Tiefland Luzons				
Laguna (IRRI)	♀	41,7	38,0	22,8	13,4	3,8	6,4	7,0
				Mindoro				
KELLOGG	♂	42,0	39,3	22,3	13,2	4,2	5,7	—
TEMME Nr. 5	♂	41,1	38,3	22,0	13,1	4,0	6,1	6,7

Gtl = größte Schädellänge; Onl = Occipitonasallänge; Zyg = zygomatische Breite; Nasl = Länge der Nasalia; Forinc = Länge der Foramina incisiva; M^1–M^3 bzw. M_1–M_3 = Länge der oberen bzw. unteren Molarenreihe.

dings geht auch bei den Nr. 69590 und 335 das Grau an Hals und Schnauze in ein cremiges Weiß über.

In den Schädelmaßen (Tab. 2) paßt das Stück aus dem Tiefland Luzons (Laguna) zu den Mindoro-Tieren, übertrifft also, vor allem in den Molarenreihen, die Bergform von Luzon. Nach Farbe und Schädel sind also demnach die Tieflandratten von Luzon zu *mindorensis* zu rechnen, falls diese Unterart bei ausreichendem Material aufrechtzuerhalten ist.

Zusammenfassung

Ein zweites, vollständiges Exemplar und zwei Felle der seltenen Streifenratte *Chrotomys whiteheadi* von Mindoro und einige Belege aus dem Tiefland und dem Gebirge Luzons konnten untersucht werden. Die Tiere von Mindoro und aus dem Tiefland Luzons bilden eine homogene Gruppe, die als *C. w. mindorensis* der Nominatform aus den Gebirgen Luzons gegenübergestellt werden kann und durch helleren, weniger rostfarbenen Rücken wie auch längere Molarenreihen abweicht.

Summary

New records of the Luzon striped rat Chrotomys whiteheadi Thomas, 1895

A second complete specimen and two skins of the rare Luzon Striped Rat from Mindoro, some specimens from the lowlands and mountains of Luzon have been investigated. The animals from Mindoro do not differ from those of the lowlands of Luzon and are here combined in the subspecies *C. w. mindorensis.* It is dorsally brighter and less rufous and has longer molar toothrows than the nominate subspecies from the mountains of Luzon.

Danksagung

Ich danke den Herren BISHOP (British Museum London) und M. W. FALL, RRC, Los Banos, die jeweils vorhandenen Bälge studieren und fotografieren zu dürfen. Herrn J. FAJARDO bin ich für die Überlassung der zwei älteren Bälge, Herrn Prof. Dr. J. NIETHAMMER für Ratschläge bezüglich der Abfassung des Manuskriptes sehr dankbar.

Literatur

ALCASID, G. L. (1971): Checklist of Philippine Mammals. Nat. Mus. Bureau of Printing, Manila, 1—51.

BARBEHENN, K. R.; SUMANGIL, J. P.; LIBAY, J. L. (1973): Rodents of the Philippine Croplands. Phil. Agriculturist **56**, 217—242.

ELLERMAN, J .R. (1941): The Families and Genera of Living Rodents. Brit. Mus., London, Vol. II 1—690 (Reprint 1960).

KELLOGG, J. R. (1945): Two New Philippine Rodents. Proc. Biol. Soc. Wash. **58**, 121—124.

TAYLOR, E. H. (1934): Philippine Land Mammals. Bureau of Printing Manila, Monogr. **30**, 1—548.

Anschrift des Verfassers: MANFRED TEMME, D-4400 Münster/Westf., Gut Insel 25

Zum Vorkommen des Braunbären, *Ursus arctos* Linné, 1758 in den Pyrenäen

Von P. RÖBEN

Eingang des Ms. 11. 3. 1974

Einleitung

Als FRANÇOIS MERLET Fotografien des Pyrenäenbären, die ihm innerhalb eines vierjährigen Beobachtungszeitraums gelungen waren, einem französischen Nachrichtenmagazin anbot, verlangte die Redaktion ein Gutachten eines Sachverständigen, daß diese Bilder tatsächlich in den Pyrenäen aufgenommen seien. Man glaubte offensichtlich nicht, daß ein Vorkommen dieser Art überhaupt noch existiert.

Tatsächlich hält sich dort nach wie vor eine kleine Restpopulation des Braunbären; die Schätzungen über den Bestand schwanken zwischen 10 und 40. Zur Vorbereitung eingehender Untersuchungen des Pyrenäenbären hielt ich mich im Herbst 1973 drei Wochen in diesem Gebiet auf[1].

Frühere Verbreitung des Braunbären in Südwest-Europa

Das Zurückweichen des Braunbären aus seinen mehr oder minder geschlossenen Arealen in einige wenige schwer zugängliche, gebirgige Rückzugsgebiete liegt bereits über 250 Jahre zurück. Auf diesen Rückzug folgte eine permanente weitere Einengung

[1] Den Mitarbeitern des Parc National des Pyrénées (PNP) bin ich für ihre bereitwillige Unterstützung sehr zu Dank verpflichtet, ebenso Hirten und vielen anderen Bewohnern der Region. Mein besonderer Dank gilt der Familie LOUIS LACOSTE in l'Estanguet/Accous, ohne deren Gastfreundschaft und Hilfe meine Untersuchungen kaum möglich gewesen wären. Der Nationalparkverwaltung danke ich vor allem auch für die Überlassung verschiedener unveröffentlichter Unterlagen.

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 345—358
© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

der Verbreitung innerhalb der Refugialgebiete. Immerhin dürfte um die Jahrhundertwende noch ein durchgehendes Vorkommen vom äußersten Westen des Kantabrischen Gebirges bis zu den östlichen Ausläufern der Pyrenäen bestanden haben. In den beiden genannten Gebirgen existiert heute noch je ein eng umschriebenes Restareal; diese sind in den letzten 50—100 Jahren stetig weiter auseinander gewichen. Um 1930 jedenfalls muß der Braunbär nordwestlich Pamplona noch vorhanden gewesen sein, wie ich auf der Durchreise vor 2 Jahren anhand des präparierten Kopfes eines 1930 geschossenen Tieres feststellen konnte.

Bourdelle (1937) schätzte die französische Population des Pyrenäenbären noch auf 150—200 Tiere, Couturier (1954) auf 70 (zur Verringerung hat letzterer mit der Büchse beigetragen, nicht ohne den Populationsrückgang tief zu beklagen). Das Vorkommen in den spanischen Pyrenäen gibt Couturier (1954) noch von Andorra bis Navarra reichend an. In den französischen Pyrenäen werden vom selben Autor in dieser Zeit noch innerhalb der folgenden Departements große Teile als Bärengebiet ausgewiesen: Basses-Pyrénées, Hautes-Pyrénées, Haute-Garonne und Ariège sowie, allerdings in weit geringerem Ausmaß, Aude und Pyrénées-Orientales.

Innerhalb von 20 Jahren ist diese Verbreitung auf eine einzige Reliktpopulation in den Basses-Pyrénées zusammengeschmolzen.

Heutiges Vorkommen im westlichen Europa

Der vermutlich umfangreichste aktuelle Braunbärenbestand Westeuropas findet sich in zwei getrennten, eng benachbarten Gruppen im Kantabrischen Gebirge; die Population umfaßt nach Notario (1964) insgesamt etwa 70—100 Tiere.

Das zweite, weitaus schwächere westeuropäische Vorkommen in den Pyrenäen beschränkt sich heute nahezu ausschließlich auf das Vallée d'Aspe und Vallée d'Ossau, wobei der Verbreitungsschwerpunkt gegenwärtig deutlich auf dem erstgenannten Gebiet und wenig westlich davon liegt. Östlich des Vallée d'Ossau scheint das Vorkommen des Braunbären erloschen, im Westen reicht sein Einzugsgebiet bis in das Gebiet südlich Larrau über das Vallée d'Aspe hinaus (vgl. Abb. 1).

Konstant besiedelt ist nur der Pyrenäen-Nordhang; auf der gegenüberliegenden spanischen Seite tritt der Braunbär nur sehr selten als Durchwanderer auf, in erster Linie im Valle de Hecho und Valle de Ansó (Vericad 1970 und mündl. Mitt. 1973).

Der Parc National des Pyrénées selbst stellt infolge seiner hohen Lage und dadurch bedingten kargen Flora und Fauna für den Braunbären einen äußerst ungünstigen Biotop dar, der weit außerhalb des Verbreitungsoptimums liegt und dem Bären keine ständige Ansiedlung ermöglicht.

Ähnlich liegt der Fall bei der wohl kaum zu erhaltenden Restpopulation in den Alpen westlich Trento, über deren Lebensraum Krott (1962) berichtet. Nach neueren Schätzungen umfaßt der Bestand 6–14 Tiere (Barigozzi und Barrai 1972). Aus verschiedenen Gründen liegen hier jedoch die Verhältnisse noch weitaus ungünstiger als in den Pyrenäen; die Biotopzerstörung ist sehr viel rascher vorangeschritten, das Jagdverbot wurde offenbar häufiger durchbrochen, und die Ernährungsgrundlagen für den Bären sind schlechter als im Pyrenäenraum.

Relativ stabil erscheint die zweite italienische Reliktpopulation des Braunbären in den Abruzzen, wenngleich auch ihr Lebensraum durch teilweise intensive forst- und landwirtschaftliche Nutzung sowie stellenweise Zersiedelung bedroht wird; der Bestand soll 70—100 Tiere umfassen (Zunino und Herrero 1972; s. a. Curry-Lindahl 1972).

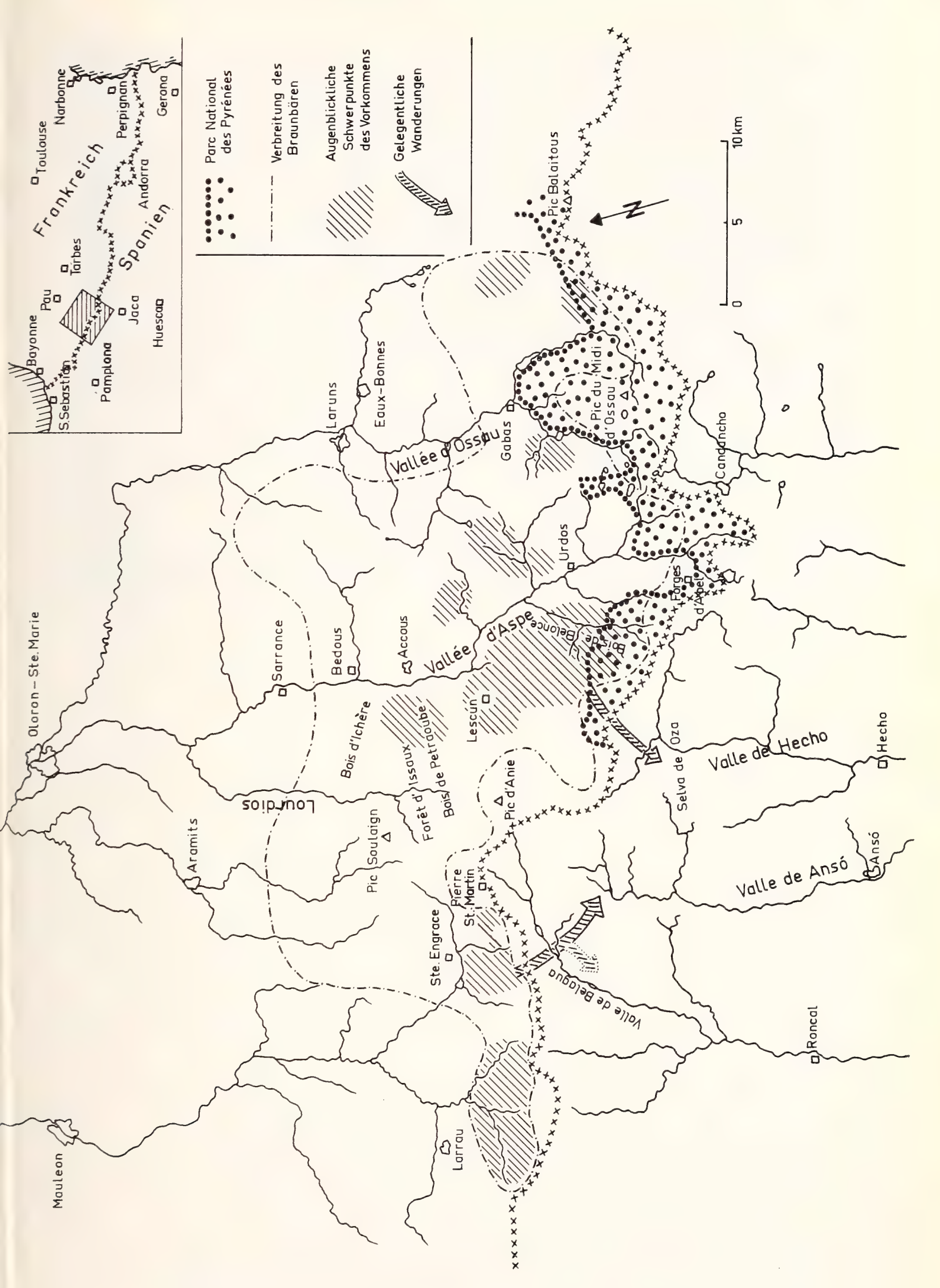


Abb. 1. Verbreitung des Braunbären (*Ursus arctos* Linné, 1758) in den Pyrenäen



Abb. 2. Abdruck des Hinterfußes eines Bären. (Col de Bergout, 25. 9. 1973)

Zur Biologie des Pyrenäenbären

Die Kenntnisse der Lebensweise des Pyrenäenbären sind außerordentlich gering. Hauptursache hierfür ist in erster Linie das Angewiesensein auf nahezu ausschließlich indirekte Nachweise in Form von Fraßresten, Kot, Fährten u. ä.; nur ausnahmsweise sind direkte Beobachtungen bekannt geworden[2].

Der Pyrenäenbär ist zu einem fast reinen Nachttier geworden, seine Scheu und Vorsicht sind außerordentlich. Aktivität bei Tageslicht scheint jedoch bei Bärinnen mit noch kleinen Jungtieren (besonders im Frühsommer) nicht selten; diese werden zeitweise im Gelände, vor allem unter Felshöhlungen o. ä. „abgelegt" und wurden bei dieser Gelegenheit auch in den vergangenen Jahren in einigen Fällen beobachtet. Ein im Mai 1971 derart aufgefundenes, scheinbar von seiner Mutter verlassenes männliches Jungtier wird in Borce, dem Ort einer geplanten Schauanlage des PNP, in einem Gehege gehalten. Es war dies der einzige Pyrenäenbär, den ich während meines Aufenthaltes zu Gesicht bekam.

Die Mehrzahl der Einwohner der vom Bären besiedelten Pyrenäenregion ist nie mit einem solchen Tier zusammengetroffen, gelegentlich wird von einer zufälligen Beobachtung während der Nacht berichtet. Hirten bekommen den Bären während seiner nächtlichen Nahrungssuche naturgemäß häufiger, jedoch auch nur unregelmäßig zu sehen. Solche Begegnungen führen in der Regel zum augenblicklichen Rückzug des Bären. Ein einziger, Jahre zurückliegender Fall kam mir zur Kenntnis, der einen ab-

[2] Die von Krott (1959) vorgeschlagene und später (Krott und Krott 1963) auch praktizierte Methode der Beobachtung freigelassener handaufgezogener Tiere in den Alpen ist nur sehr begrenzt aussagekräftig.

weichenden Verlauf nahm; eine führende Bärin verletzte einen Mann durch einen Prankenhieb nicht unerheblich, verfolgte ihn jedoch bei seiner Flucht nicht weiter.

Das auffallendste Anwesenheitszeugnis des Pyrenäenbären bilden die von ihm gerissenen Weidetiere, wobei es sich fast ausschließlich um Schafe handelt. Für die getöteten Tiere wird den Besitzern eine angemessene Entschädigung bezahlt, nachdem jeder einzelne Fall von den Nationalparkwächtern überprüft ist. Der Beweis für die Schadensverursachung durch den Bären ist meist durch Fährten (Abb. 2), zurückgelassene Bärenhaare oder die Art der Verletzungen an den Weidetieren eindeutig zu erbringen. In Zweifelsfällen entscheidet eine Kommission über eine etwaige Entschädigung.

Ein für den Biologen sehr interessantes Nebenprodukt der Schadensregulierung ist eine von der Entschädigungskommission geführte genaue Statistik der vom Bären gerissenen Weidetiere. Sie erlaubt Rückschlüsse auf Populationsverschiebungen in einzelnen Teilbereichen des vom Bären besiedelten Gebiets und deutet auf eine momentane Bevorzugung der westlichen Region hin.

Seit 1968 – dem Jahr nach der Gründung des Nationalparks – werden von der Nationalparkverwaltung Jahr für Jahr beträchtliche Summen an Entschädigungsleistungen aufgebracht. Hauptbeuteobjekt unter den Haustieren ist, wie oben erwähnt, das Schaf; nur in seltenen Fällen erbeutet der Bär Widder oder Lämmer, es werden fast ausschließlich erwachsene weibliche Tiere geschlagen. Relativ selten fallen dem Bären Ziegen zum Opfer, gelegentlich wird der Tod einer Kuh oder eines Kalbes als durch den Bären verursacht anerkannt (s. Tab.).

In den Jahren 1960 bis 1967 – vor der Befassung des PNP mit den durch den Bären verursachten Schäden – wurde durch den Conseil Supérieur de la Chasse in diesem achtjährigen Zeitraum für folgende durch den Bären geschlagene Weidetiere Schadenersatz geleistet (Chimits, pers. Mitt.): 784 Schafe, 12 Ziegen, 32 Kühe und Kälber, 3 Pferde, 2 Esel und 2 Schweine, außerdem für 3 Bienenstöcke.

Die jahreszeitliche Verteilung der vom Bären geschlagenen Weidetiere variiert von Jahr zu Jahr beträchtlich, wie für die Jahre 1968–1973 aus Abb. 3 zu ersehen ist; ebenso bestehen sehr deutliche jährliche Verschiebungen der von den Bären bevorzugt frequentierten Gebiete (Abb. 4).

Durch den Braunbären in den französischen Pyrenäen am Weidetierbestand in den Jahren 1968—1973 verursachte Schäden
(in Klammern: verletzte Tiere)

Jahr	Schadensmeldungen	davon anerkannt	nicht anerkannt	Schafe ♂	Schafe ♀	Lämmer	Ziegen ♂	Ziegen ♀	Kühe	Kälber	Pferde	Bienenstöcke	ausgezahlte Entschädigungssummen (in ffr)
1968	101	85	16										20 310,00
1969	173	139	34		162			12		3		17	45 645,00
1970	75	71	4		77			6	2		1		22 497,00
1971	67	67	—	5	87 (+2)	4		3	2 (+1)	2			35 319,00
1972	68	63	5		96		2			4			45 310,00
1973	78	71	7	1 (+1)	97 (+22)	10 (+1)	1	4	1				63 089,00

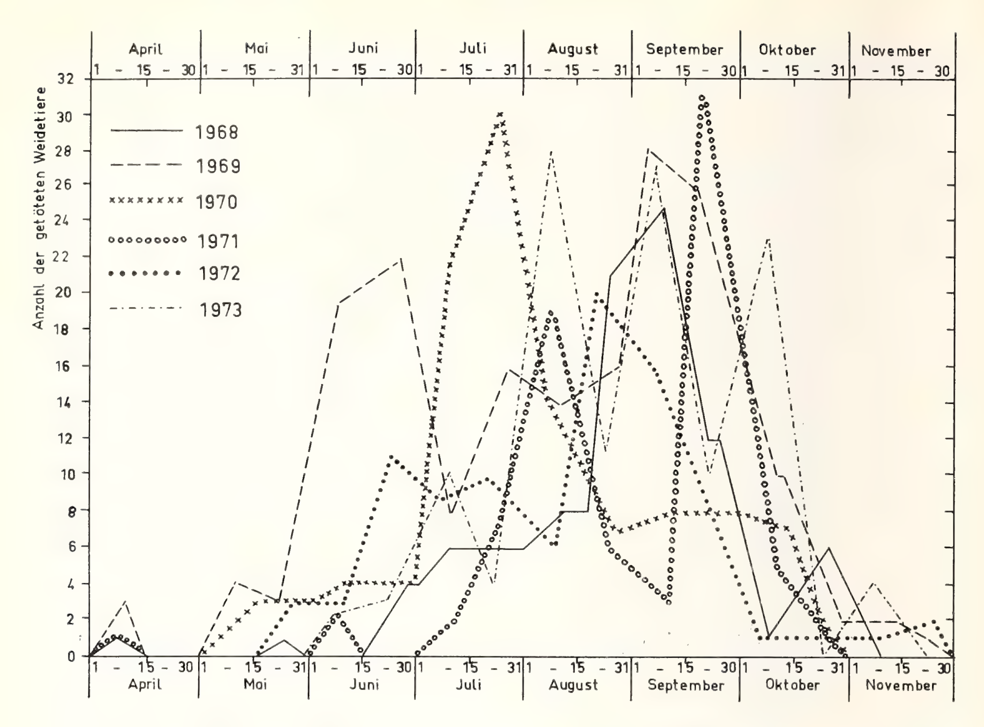


Abb. 3. Jahreszeitliche Verteilung der vom Bären getöteten Weidetiere in den französischen Pyrenäen (nach Unterlagen des PNP)

Die quantitative Verteilung der während eines Jahres durch Bären getöteten Haustiere auf die einzelnen Landschaften des Bärengebiets (Abb. 5) deutet auf ein starkes Umherwandern zumindest einiger Bären hin.

Werden vom Bären Schafe erjagt, so handelt es sich meist um ein Beuteexemplar, gelegentlich um zwei Tiere. Im letzteren Fall wird nicht selten das zweite Beutetier nahe der Erjagungsstelle in der Erde eingescharrt. Zu dieser Beute kehrt der Bär ziemlich regelmäßig in der folgenden Nacht zurück, um sie wieder auszugraben und zu verzehren. Nur selten fallen dem Bären mehr als zwei Schafe gleichzeitig zum Opfer. In einzelnen Fällen allerdings kommt es innerhalb desselben Beutezugs zu beträchtlichen Weidetierverlusten. Dabei handelt es sich jedoch fast stets in der Mehrzahl um infolge einer in der Herde ausbrechenden Panik durch Absturz ums Leben gekommene oder verletzte Individuen. Dieser Verlauf stellt sich vor allem dann ein, wenn sich eine Bärin zusammen mit ihren heranwachsenden Jungen auf Jagd befindet, da die noch unerfahrenen Jungbären die Herde durch ihre ungestüme und ungeschickte Jagdweise in große Unruhe versetzen. Ein solcher Jagdzug am 11. August 1973 nahe der Cabane de Yèse in den Bergen östlich der Aspe führte zu folgenden Verlusten: 12 Schafe wurden getötet, 17 weitere verletzt, 17 Schafe und ein Widder waren verschwunden; von den verletzten Tieren starben im weiteren Verlauf 8, 7 Schafe erlitten Fehlgeburten, der Widder wurde lebend wiedergefunden. Der Vorfall hatte Schadenersatzleistungen in Höhe von 14 300 ffr zur Folge.

Das Angebot an wildlebenden größeren Beutetieren ist in dem vom Pyrenäenbären besiedelten Gebiet äußerst gering, da es nur zu einem sehr kleinen Teil als Jagdschutzgebiet ausgewiesen ist, im übrigen jedoch wie andere französische Reviere unter dem Patentjagdsystem seine jagdbare Fauna weitgehend verloren hat.

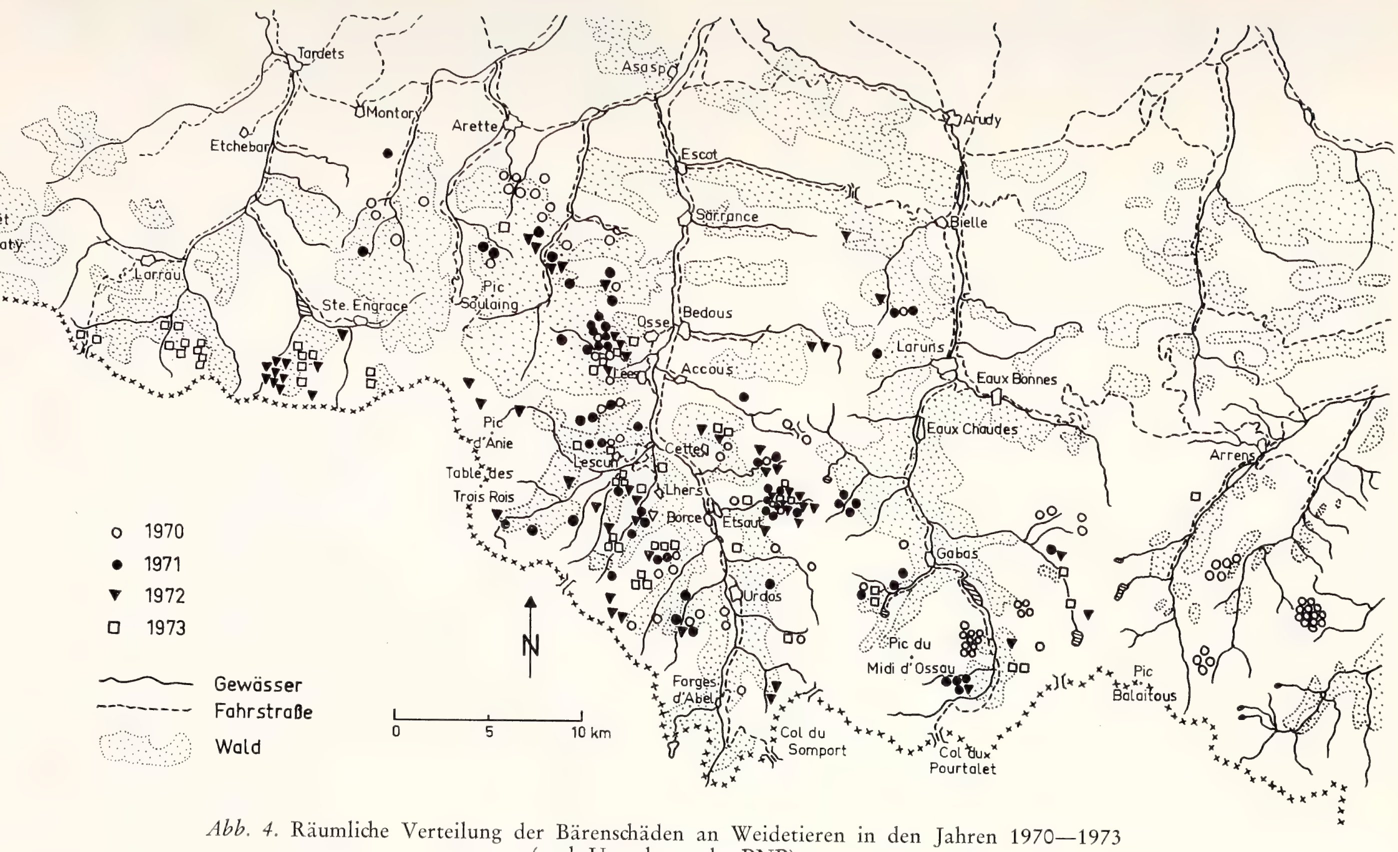


Abb. 4. Räumliche Verteilung der Bärenschäden an Weidetieren in den Jahren 1970—1973 (nach Unterlagen des PNP)

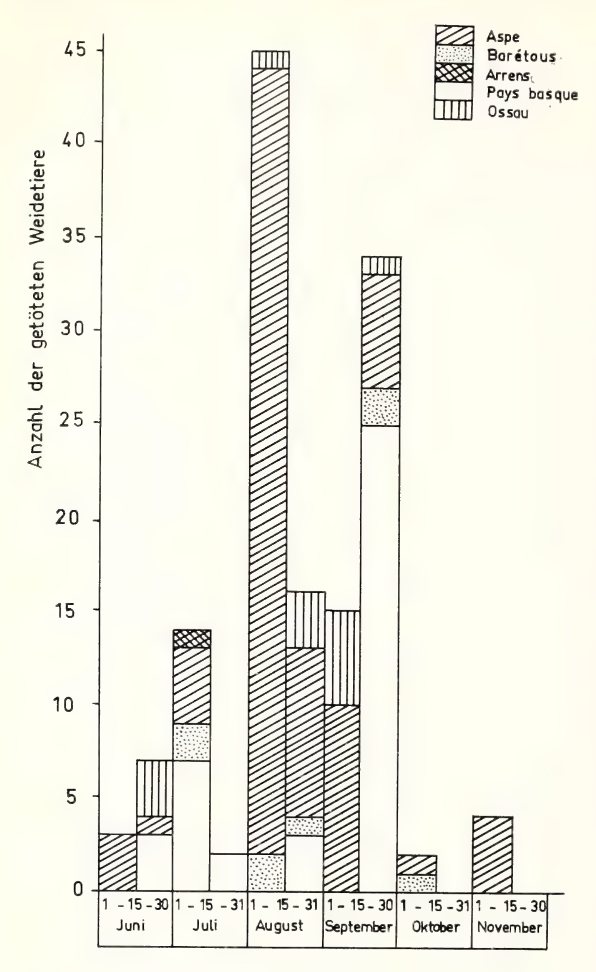


Abb. 5. Zeitliche und örtliche Verteilung der vom Bären im Jahre 1973 gerissenen Weidetiere (nach Unterlagen des PNP)

Der Rothirsch *(Cervus elaphus)* ist im genannten Gebiet selten, das Reh *(Capreolus capreolus)* nicht sehr häufig; Schwarzwild *(Sus scrofa)* kommt in etwas größerer Zahl vor. So scheidet Fallwild als Ernährungsgrundlage für den Braunbären hier weitgehend aus. In vielen anderen, günstigeren Gebieten bildet gerade dieses insbesondere im Frühjahr bei Abtauen der Schneedecke eine äußerst wichtige Nahrungsquelle für den aus der Winterruhe erwachten Bären. Zweifellos wäre eine regelmäßige Zufütterung von Tierleichen der Bärenentwicklung sehr förderlich (vgl. Tratz 1963).

Eine Übersicht über das weite Beutespektrum des Pyrenäenbären gibt Couturier (1954). Danach spielen außer Haustieren größere Säugetiere als Beuteorganismen keine nennenswerte Rolle. Von größerer Bedeutung sind dagegen Kleinsäuger (Insektenfresser und Nagetiere), Vögel (insbesondere Jungtiere) und deren Gelege, in geringerem Maße Reptilien und Forellen; Frösche werden nicht selten in großer Menge aufgenommen, unter den Wirbellosen spielen vor allem Schnecken, Regenwürmer sowie größere Insekten und deren Larven eine Rolle. Auf der Suche nach solchen Nahrungstieren umgewälzte Steine können gelegentlich als Anwesenheitszeugnis des Bären dienen. Aas wird sehr gerne angenommen. So fand ich bei einer Exkursion östlich Cette unterhalb der Cabane de Lhèse am 4. Oktober 1973 die etwa 1½ Monate alten Reste eines Kuhkadavers, der anfangs sichtlich sehr stark von Bären besucht worden war; über 25 Kothaufen fanden sich im unmittelbaren Umkreis des Kadavers. Frische Bärenspuren waren nicht feststellbar, jedoch traf ich unmittelbar danach nur wenig südlich auf die höchstens 12 Stunden alte Fährte eines Jungbären.

Eine große Zahl von Pflanzen stellt einen beachtlichen Anteil der Nahrung des Bären dar. Bevorzugt aufgenommen werden vor allem unterirdische Sproßteile und Wurzeln sowie insbesondere Früchte verschiedenster Art. Im Spätsommer und frühen Herbst können Heidelbeeren *(Vaccinium myrtillus)* einen überwiegenden Teil der Bärennahrung ausmachen, was sich am Kot durch dessen schwarzblaue Färbung sowie kennzeichnende Reste der Beeren und Blätter leicht nachweisen läßt (Abb. 6).

Versuche, dem Bären im Nationalpark selbst neue Nahrungsquellen zu erschließen, müssen als gescheitert betrachtet werden. Eigens zur Ernährung des Bären gepflanzte Äpfelbäume wurden nicht besucht. Die Einbürgerung des Alpenmurmeltieres ist zwar geglückt, doch haben sich die Tiere in unzugängliche Lagen zurückgezogen und können in dem sehr felsigen Gelände vom Bären nicht ausgegraben werden. Eher von Nutzen mag die ebenfalls versuchte Ansiedlung von Honigbienen in natürlichen Höhlungen im Waldgebiet sein. Die sprichwörtliche Vorliebe des Bären für Honig trifft auch für den Pyrenäenbären voll und ganz zu, diente er doch MERLET (1971) als hervorragendster Köder zur Anlockung seiner äußerst mißtrauischen und vorsichtigen Fotoobjekte.

Die Aktivität des Bären erweist sich als deutlich witterungsabhängig. Entsprechend dem Einbruch und der Dauer der kalten Jahreszeit sind von Jahr zu Jahr erhebliche Abweichungen zwischen den als erste und letzte erbeuteten Weidetieren festzustellen (s. Abb. 3). In der Zeit von Dezember bis März scheint sich der Pyrenäenbär nur äußerst selten außerhalb seines Winterquartiers aufzuhalten; eine solche Ausnahme bildete z. B. ein Tier, das während des sehr milden Winters 1968/69 im Januar an einem Kuhkadaver am Col de Bouesou (Gemeinde Lées-Athas) fraß.

Auch während der warmen Jahreszeit scheinen die Witterungsbedingungen einen markanten Einfluß auf das Bejagen der Weidetiere durch den Bären auszuüben. So ergab z. B. eine Auswertung der Schadensmeldungen für das Jahr 1969, daß nur 31 % der Beutezüge bei gutem Wetter durchgeführt wurden, dagegen 65 % bei Nebel, 60 % bei Regen und 20 % bei besonders heftigem Wind. Die Abhängigkeit dürfte indes indirekt sein; der Bär bevorzugt die erhöhte Deckungsmöglichkeit in besonders dunklen Nächten.

Bevorzugter Aufenthaltsort des Pyrenäenbären sind dicht bewaldete Steilhänge



Abb. 6. Bärenkot mit deutlich erkennbaren Resten von Heidelbeeren *(Vaccinium myrtillus).* (Bois de Pédaign, 4. 10. 1973)

wie etwa in Abb. 7; Charakterbäume sind dort vor allem Rotbuche *(Fagus silvatica)* und Tanne *(Abies alba)*, daneben auch Eichen (*Quercus*-Arten). Dichter Unterwuchs ist eine weitere Voraussetzung für die Ansiedlung des Bären (Abb. 8). Die nur geringe forstliche Pflege und Nutzung der Wälder des Gebiets ist – nach dem völligen Jagdschutz der Art – als Hauptgrund für die offensichtlich relativ konstante Population des Pyrenäenbären anzusehen. Zeitweiliger intensiver Holzeinschlag in bestimmten Waldgebieten führt zum Abwandern des Bären aus der betreffenden Region; nach Beendigung der Forstarbeiten kehrt der Bär jedoch nach einiger Zeit in seine ursprünglichen Reviere zurück, wobei auch neu angelegte Holzabfuhrstraßen als Wanderwege benutzt werden. So waren beispielsweise die Wälder um den Col de Barrancq zwischen Borce und Lhers – das klassische Beobachtungsgebiet Merlets (1971) – zu Beginn der 70er Jahre nach intensiver forstlicher Nutzung vom Bären vollkommen verlassen, wie ein Bericht des PNP feststellte. Bei meinem Besuch im Herbst 1973 jedoch sah ich bereits wieder zahlreiche Anwesenheitsspuren.

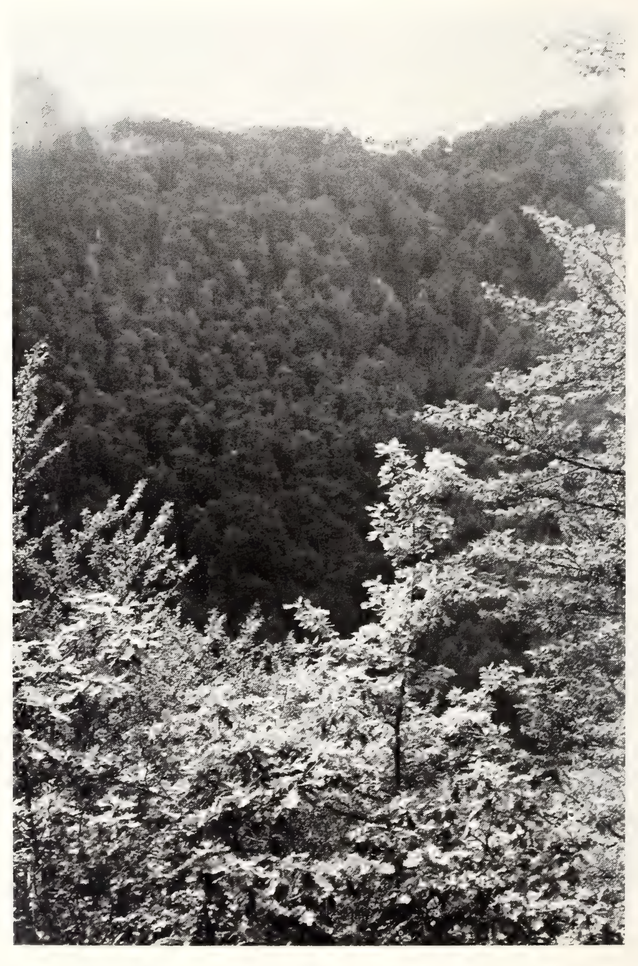


Abb. 7. Typischer Bärenbiotop im Buchenwald des Bois de Cauderet, südlich des Forêt d'Anitch. (30. 9. 1973)



Abb. 8. Nicht durch forstliche Pflegemaßnahmen beeinträchtigte Buchenwälder bilden die hauptsächlichen Rückzugsgebiete des Pyrenäenbären. (Bois de Layens, nordwestlich des Col de Bergout, 26. 9. 1973)

Weitaus gravierender sind ständig anhaltende Störungen, wie sie durch den Tourismus verursacht werden. Hier macht sich besonders der starke Ausbau des Ausflugszentrums Pierre-St.-Martin infolge seines Durchgangsverkehrs negativ bemerkbar; die Station selbst liegt außerhalb des eigentlichen Bärengebiets. Von den engeren Rückzugsgebieten des Braunbären ist der Tourismus unbedingt fernzuhalten, soll das Fortbestehen der Art gesichert bleiben.

Ausblick

Trotz vollkommenen Jagdschutzes, den der Bär in Frankreich genießt, ereignen sich zweifellos alljährlich illegale Tötungen. Hierbei spielen Erlegungen vermutlich eine weit geringere Rolle als das Auslegen vergifteter Köder. Die Tatsache jedoch, daß dabei auch Hütehunde der Gefahr der Vergiftung ausgesetzt werden, schränkt die Anwendung dieser Methode ein.

Die Kontrolle des Bärengebiets, das ohnehin nahezu vollständig außerhalb der Grenzen des Nationalparks liegt, ist außerordentlich schwierig und zeitraubend. Die Umgebung von St. Engrace beispielsweise, das nordwestlichste mehr oder minder ständig vom Bären besiedelte Gebiet, ist rund 125 Straßen-Kilometer von Forges d'Abel, dem Hauptquartier der Nationalparkwärter, entfernt. Das Gelände selbst ist großenteils schwer zugänglich und kann von den Wärtern neben ihrer übrigen Tätigkeit innerhalb des Nationalparks auch nicht annähernd effektiv überwacht werden.

Die Zukunft des Pyrenäenbären erscheint demnach nicht sonderlich günstig, doch wäre sie es ohne die großzügig bemessenen Entschädigungsleistungen für vom Bären getötete oder verletzte Weidetiere durch den PNP noch sehr viel weniger. Dieser

Schadenersatz stellt ohne Zweifel einen der Hauptpunkte des Bärenschutzes dar. In Einzelfällen bleibt Mißstimmung bei den Hirten nicht aus, wenn dem Bären besonders wertvolle Zuchttiere zum Opfer fallen oder ein Tier wegen unklarer Todesursache nicht entschädigt wird. Im allgemeinen jedoch steht die ansässige Bevölkerung bemerkenswerterweise dem Bären keineswegs feindlich gegenüber, eher ist — auch bei unmittelbar Betroffenen, etwa den Hirten — eine gewisse Sympathie erkennbar, wobei auch lokaler Stolz auf die Erhaltung dieser großen Raubtierart eine Rolle spielen mag. Dies sei im Hinblick auf die hysterische Reaktion weiter Kreise in der Bundesrepublik auf Vorschläge einer eventuellen Wiederansiedlung des Braunbären vermerkt, was ungeachtet der schwierigen Beschaffung geeigneter Tiere an passendem Ort ohne jede Gefahr möglich wäre. Allerdings erscheint mir die von Meyer-Holzapfel (1963) vorgeschlagene Verwendung von Zoonachwuchs nicht ratsam, auch bei ohne menschlichen Kontakt von der Mutter aufgezogenen Jungtieren. Offensichtlich spielt das Erlernen des Jagens von der Mutter, das im Gehege nicht möglich ist, beim Braunbären eine sehr wichtige Rolle.

Um dem Pyrenäenbären einen noch wirksameren Schutz als bisher zu gewähren, wären die folgenden Punkte von größter Wichtigkeit, die allerdings, im einzelnen aus verschiedenen Gründen, auf zum Teil (besonders Punkt 1 und 2) örtlich bedingte Schwierigkeiten stoßen:

1. Erhaltung des Lebensraums und dessen relativer Ungestörtheit durch keinerlei weiteren Ausbau des Straßensystems, möglichst geringe forstliche Kulturmaßnahmen und Nutzung.
2. Völliges Ruhen der Jagd im gesamten vom Bären besiedelten Raum; Jagddruck auf eine bestimmte Art entsteht nicht nur durch Bejagung dieser selbst, sondern durch jegliche Jagd in dem betreffenden Gebiet.
3. Wirkungsvolle Überwachung des Geländes.
4. Eventuell zeitweilige zusätzliche Fütterung mit Haustierkadavern.
5. Intensive Erforschung der Biologie des Pyrenäenbären (worum der Autor in der Folgezeit bestrebt ist).

Eine andere, grundsätzlich klarere und einfachere Lösung des Problems der Erhaltung des Braunbären in den Pyrenäen bestünde in einer sehr starken Flächenausdehnung des Nationalparks, jedoch fehlt diesem Gedanken jegliche Aussicht auf Erfolg. Dabei handelt es sich keineswegs um ein spezifisches, regionales Problem, sondern um eine prinzipielle Schwierigkeit, die der Einrichtung von Nationalparks im gesamten mittel- und westeuropäischen Raum entgegensteht. Die extrem dichte Besiedelung unserer hochtechnisierten Industriestaaten erlaubt eine Schaffung von Nationalparks nur dort, wo wegen ungewöhnlich widriger Verhältnisse menschliche Ansiedelung ausgeblieben ist. Derartige Lebensräume bieten jedoch in unseren Breiten auch vielen Großtierarten kein Auskommen.

Als treffendes Beispiel stellt sich der erste deutsche Nationalpark „Bayerischer Wald" dar. Abgesehen von seiner geringen Flächenausdehnung kann er aus rein ökologischen Gründen nicht neue Heimstatt des im Freileben ausgerotteten Wisents werden, dessen Wiedereinbürgerung dort ursprünglich geplant war. Auch eine Wiederansiedelung des Braunbären wäre dort nicht sinnvoll, dagegen im östlichen deutschen Alpenraum durchaus denkbar, ohne daß dieser auch nur die geringste Gefahr für die menschlichen Bewohner der Region darstellen würde, wie das in dieser Beziehung völlig problemlose Zusammenleben von Bär und Mensch in den französischen Pyrenäen zeigt.

Vergleicht man den Pyrenäenbären mit den drei übrigen Restpopulationen der Art im westlichen und mittleren Europa, so ergibt sich folgendes Bild. Im Kantabrischen Gebirge (NW-Spanien) scheinen die Gegebenheiten für den Erhalt des Braun-

bären besser, doch ist die Kenntnis über den dortigen Bestand nahezu gleich Null. Weniger günstig als in den Pyrenäen erscheinen die Verhältnisse in den beiden italienischen Vorkommensgebieten. Insbesondere sind die Überlebenschancen für den Alpenbären in den Bergen westlich Trento sehr gering (vgl. KROTT 1970; BARIGOZZI und BARRAI 1972); die Population in den Abruzzen ist stabiler, aber einem zunehmenden Druck ausgesetzt (ZUNINO und HERRERO 1974).

Im Falle einer günstigen Fortentwicklung der Schutzbemühungen ließe sich das Weiterbestehen des Braunbärenvorkommens in den französischen Pyrenäen mit einiger Wahrscheinlichkeit sichern.

Zusammenfassung

Neben drei weiteren Restpopulationen im westlichen Europa findet sich ein Braunbärenvorkommen in einem eng umschriebenen Gebiet am Nordhang der Pyrenäen. Die Zahl der dort lebenden Bären wird auf 10—40 geschätzt, ihre Verbreitung beschränkt sich auf die Umgebung des Vallée d'Aspe und Vallée d'Ossau. Der nahegelegene Parc National des Pyrénées bietet infolge seiner hohen Lage dem Braunbären kaum Lebensmöglichkeiten, die Art hält sich nahezu ausschließlich in außerhalb der Nationalparkgrenzen liegenden Gebieten auf. Obgleich Störungen durch menschliche Aktivitäten dort eine erhebliche Rolle spielen, scheint die Bärenpopulation einigermaßen konstant, wozu verschiedene Faktoren beitragen.

Eine ausgedehnte Schafzucht bietet dem Bären ein beachtliches Nahrungsreservoir, erbeutete Weidetiere werden den Hirten durch die Nationalparkverwaltung entschädigt, wodurch die illegale Tötung von Bären weitgehend verhindert wird. Die schwere Zugänglichkeit großer Teile des vom Bären besiedelten Gebiets sowie die relativ geringe forstwirtschaftliche Nutzung und Pflege der Wälder bieten Rückzugsmöglichkeiten und Nahrung, letzteres infolge artenreicher, recht ursprünglicher Pflanzengesellschaften. Eine gewisse Bedrohung geht von dem ständig anwachsenden Tourismus und dem damit verbundenen Ausbau des Straßensystems aus.

Dennoch erscheinen die Überlebenschancen für den Pyrenäenbären nicht aussichtslos, sofern eine Intensivierung der Waldnutzung vermieden wird. Dringend erforderlich wäre neben eingehender Erforschung der Lebensweise des Bären eine wirksame Überwachung des Geländes, völliges Ruhen jeglicher Jagd im Gebiet und eventuell zeitweilige Zufütterung von Haustierkadavern. Eine Einbeziehung des gesamten vom Bären besiedelten Raums in den Nationalpark wäre eine optimale, jedoch in absehbarer Zeit zweifellos nicht erreichbare Maßnahme, um den Fortbestand des Pyrenäenbären endgültig sicherzustellen.

Summary

On the occurence of the brown bear, Ursus arctos Linné, 1758 in the Pyrenees

Besides three other small populations in Western Europe the brown bear occurs within a strictly confined area at the Northern slopes of the Pyrenees. The number of bears living there is estimated to be 10 to 40, their distribution is limited to the region near the valleys of the Aspe and Ossau. The near Pyrenees National Park can hardly serve as a suitable habitat for the brown bear due to its high altitude. The species is living almost exclusively outside the National Park's borders. Though disturbing by human activities is playing an important role there the brown bear population seems to be reasonably constant owing to different factors.

An extensive sheep breeding offers a noteworthy food reserve to the brown bear; the shepherds are compensated for captured domestic animals so that illegitimate killing of bears is largely prevented. The difficult access to many parts of the area inhabited by the brown bear as well as the comparatively unimportant forest management offer retreating and feeding facilities the latter due to abundant, relatively original plant societies. A certain threatening arises from the steadily growing tourism and completion of the road systems.

Nevertheless, the chances for survival of the Pyrenean brown bear are not to be considered hopeless if the intensivation of forest use will be prevented. Besides extensive investigations on the biology of the Pyrenean bear an effective controlling of the area would be urgently necessary as well as strict prohibition of hunting and eventually an additional feeding with carcasses of domestic animals from time to time. The best solution to guarantee finally the survival of the Pyrenean brown bear would be an enlargement of the National Park as much as to cover the whole area inhabited by the species. Yet doubtlessly this will not be attained within a measureable space of time.

Literatur

Barigozzi, C.; Barrai, I. (1972): The number of bears living in the Dolomites of Brenta. Atti Accad. Naz. Linc. **52**, 412—422.

Bourdelle, E. (1937): Quelques précisions sur la répartition actuelle de l'ours dans les Pyrénées Françaises. Bull. Soc. Nat. Accl. Prot. Nat. **84**, 261—269.

Couturier, M. (1954): L'ours brun. Grenoble.

Curry-Lindahl, K. (1972): The Brown Bear *(Ursus arctos)* in Europe: decline, present distribution, biology and ecology; in: Herrero, S. (Hrsg.): Bears — their biology and management. IUCN Publ., N.S., No. **23**, 74—80.

Krott, P. (1959): Einleitende Bemerkungen zu einer Untersuchung über den Bären *(Ursus arctos* L.) der Alpen. Mem. Mus. Stor. Nat. Venez. Trident. **12**, 57—66.

— (1962): Beiträge zur Kenntnis des Alpenbären, *Ursus arctos* Linné, 1758. Säugetierkdl. Mitt. **10**, (Sonderheft), 1—35.

— (1940): Zum Aussterben des Braunbären *(Ursus arctos* L 1758) in den Alpen. Lynx **11**, 101—105.

—; Krott, G. (1963): Zum Verhalten des Braunbären *(Ursus arctos* L. 1758) in den Alpen. Z. Tierpsychol. **20**, 160—206.

Merlet, F. (1971): Seigneur des Pyrénées — l'ours. Pau.

Meyer-Holzapfel, M. (1963): Wiederansiedlung von Bären in der Schweiz? Schweiz. Natursch. **29**, 98—100.

Notario, R. (1964): El oso pardo en España. Madrid. 2. Aufl. 1970.

Tratz, E. P. (1963): Beitrag zur Biologie des Braunbären *(Ursus arctos* L. 1758). Z. Jagdwiss. **9**, 41—48.

Vericad, J. R. (1970): Estudio faunístico y biológico de los mamíferos del Pireneo. Publ. Cent. pir. Biol. exp. **4**, 7—229.

Zunino, F.; Herrero, S. (1972): The Status of the Brown Bear *(Ursus arctos)* in Abruzzo National Park, Italy, 1971. Biol. Cons. **4**, 263—272.

— (1974): Können die Abruzzenbären überleben? Tier **14**, 37—39.

Anschrift des Verfassers: Dr. Peter Röben, Zoologisches Institut I der Universität Heidelberg, D-6900 Heidelberg, Im Neuenheimer Feld 230.

Der Braunbär *(Ursus arctos* L.) in Bulgarien

Von M. Ruskov und G. Markov

Eingang des Ms. 22. 2. 1974

Einleitung

Der Mensch trug direkt oder indirekt zum Verschwinden einer Reihe von Wildtieren oder zu deren katastrophaler Abnahme bei. Dies gilt auch für den Braunbären *(Ursus arctos* L.), der in nicht ferner Vergangenheit weit verbreitet war, heute in vielen Ländern aber nicht mehr angetroffen wird, und dort, wo er sich dennoch erhalten konnte, ist seine Verbreitung sehr eingeschränkt.

Bei vielen Tieren muß man die Ursache dafür in der rücksichtslosen Verfolgung durch den Menschen suchen. Bei anderen jedoch ist der Umstand von wesentlicher Bedeutung, daß sie sich den durch den Menschen verursachten natürlichen, durch die

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 358—368
© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Wirtschaft bedingten Veränderungen nicht anpassen konnten. Diese Gründe spielen auch beim Braunbären eine wesentliche Rolle, der mit Recht zu den sogenannten Kulturflüchtern gezählt werden kann.

Dies in Betracht ziehend, stellen sich einige Länder — unter denen sich auch Bulgarien befindet — die Aufgabe, für die Erhaltung des Braunbären besondere Fürsorge aufzuwenden und die Vertreter der zoologischen Wissenschaft zu verpflichten, die Verbreitung dieses Tieres und sein Leben eingehender zu erforschen, um zur Erhaltung dieses bemerkenswerten Vertreters aus der Tierwelt beizutragen.

In der vorliegenden Arbeit wird eine Übersicht über die frühere und gegenwärtige Verbreitung und auch über die Anzahl der Braunbären in Bulgarien gegeben. Es werden Angaben über die craniometrische und dentographische Charakteristik im Hinblick auf die systematische Zugehörigkeit gemacht, desgleichen auch Mitteilungen über die Aufenthaltsorte und Lebensweise dieser Tiere und die von ihnen verursachten Schäden. Auch einige Ursachen für die Abnahme ihrer Anzahl werden angeführt, und im Zusammenhang damit werden Empfehlungen und Maßnahmen für die Erhaltung dieses Tieres gegeben.

Verbreitung und Anzahl der Braunbären in Bulgarien

Wenn man die untersuchten fossilen Knochenreste von *Ursus arctos* L. aus der Zeit des Diluviums, die in der Höhle „Merislivka" beim Dorfe Oreschetz, Bezirk Belogradcik (Popov 1933, 1936), gefunden wurden, in Betracht zieht, desgleichen die subfossilen Reste aus dem Alluvium in der „Malkata peschtera", „Popin ptschelin", Bezirk Weliko Tirnowo (Popov 1925, 1936) und die aus der Bahnhaltestelle Lakatnik (Markov 1951), kann man sagen, daß der Braunbär im Diluvium in Bulgarien schwächer verbreitet war. Aus dieser Periode ist *Ursus spelaeus* Blum., dessen Überreste in ganz Europa und Sibirien aufgefunden wurden, bei uns bis heute noch mit einer großen Anzahl fossiler Reste in 18 unserer Höhlen vertreten (Markov 1963). Man muß daher annehmen, daß *Ursus spelaeus,* der eine große Anzahl fossiler Überreste hinterließ, im Diluvium in Bulgarien weit verbreitet war, *Ursus arctos* dagegen war in der gleichen Periode schwächer vertreten. Nach dem Verschwinden von *Ursus spelaeus* am Ende des Diluviums fing Anfang des Alluviums — in der früheren und späteren historischen Epoche — *Ursus arctos* an, sich immer mehr auszubreiten.

Die Knochenüberreste des Braunbären, die bei Ausgrabungen alter thrazischer Siedlungen in Bulgarien aufgefunden wurden (Markov 1958), sprechen für seine Verbreitung bei uns in längst vergangenen Zeiten. Über sein Antreffen bei uns während der Römerzeit schreibt Katzarov (1935): „. . . es muß damals viele Bären gegeben haben, besonders in der Stara planina, so daß die Römer, als sie Herren unseres Landes waren, das Bildnis von Bären auf Münzen prägten." Und weiter unten wird vom selben Autor vermerkt: „Auch jetzt besiedelt der Bär, obwohl seltener, fast alle unsere Gebirgsgebiete. Früher war er in den Forsten der Ebene anzutreffen, aber nach dem Aushauen dieser Forste zog er sich allmählich in die unzulänglichen Plätze der Gebirgswildnis zurück."

Für die Verbreitung des Bären bei uns in nicht zu ferner Vergangenheit legen zusammen mit den schriftlichen und mündlichen Angaben, die wir darüber besitzen, auch die an verschiedenen Örtlichkeiten erhalten gebliebenen Benennungen Zeugnis ab, wie z. B.: Bärenwiese, Bärenloch, Bärenquelle u. a. m., die noch an einigen Stellen in unseren Gebirgen üblich sind, obwohl an diesen Plätzen schon seit langem keine Bären mehr anzutreffen sind.

Zwecks Erfassung der gegenwärtigen Verbreitung und Anzahl der Braunbären in Bulgarien unternahm Ruskov im Jahre 1959 mit Hilfe des Komitees für Forstwesen und Forstindustrie eine entsprechende Umfrage durch seine Forstwirtschaften.

Die Genauigkeit der auf diese Weise gesammelten Angaben wurde noch durch den Umstand erhöht, daß die Angaben von allen Forstwirtschaften gleichzeitig gesammelt und die Aufenthaltsorte der Braunbären konkret angegeben wurden, wodurch eine eventuelle Doppelzählung in zwei benachbarten Forstwirtschaften vermieden wurde. Die erhaltenen Angaben über die Verbreitung des Braunbären in Bulgarien und ihre Anzahl, desgleichen auch die Zahl der Schadbären, sind in Tab. 1 gegeben.

Aus diesen Angaben ist ersichtlich, daß er in Bulgarien zur Zeit nur in den ausgedehnten Gebirgsmassiven anzutreffen ist: in der Stara planina und Sredna gora, in den Rhodopen, Pirin, Rila und in einigen diesen Gebirgen benachbarten niedrigeren Gebirgen. In der Sredna gora ist der Bär aus seinen alten Fundstätten im Mittelteil dieses Gebirges schon verschwunden; aber wie die Beobachtungen zeigen, übersiedeln diese Tiere bei ihren Streifzügen aus der Stara planina in die Sredna gora, weshalb wir auch diese beiden Gebirge zu einem Gebiet zusammenfaßten. Charakteristisch ist für die Verbreitung des Braunbären in der Stara planina, daß er sowohl im Westteil als auch im Ostteil dieses Gebirges verschwunden und im Zentralteil anzutreffen ist. Katzarov (1935) teilte mit, daß sich im Bezirk von Belogradčik ein Bär befand und im Kreis von Berkowitza sieben. Heute jedoch ist dort kein einziges Exemplar mehr anzutreffen. Nach demselben Autor wurde der letzte Bär im Bezirk von Vratza im Jahre 1906 erlegt. Östlich des Gebirges von Kotel wird der Braunbär auch nicht mehr angetroffen. In den übrigen Gebirgen wird der Bär in größerer Anzahl nur in den unzugänglichen Zentralteilen vermerkt. Aus Tab. 1 ist zu ersehen, daß nach den Angaben, die aus der im Jahre 1959 vorgenommenen Enquete hervorgehen, im Lande ungefähr 450 Bären zu verzeichnen waren, nach den aus der Enquete im Jahre 1934 gewonnenen Daten (Katzarov 1935) betrug aber deren Anzahl 300, d. h. über eine Periode von 25 Jahren erhöhte sich ihre Anzahl um 150 Stück oder 50 %. Wenn man in Betracht zieht, daß nach den Angaben der Abteilung für Jagdwirtschaft beim Komitee für Forstwesen und Forstindustrie in den letzten sechs Jahren (nach der Enquete) ungefähr 50 Exemplare erlegt wurden, kann man mit Sicherheit annehmen, daß die oben erwähnte Zahl von 450 Stück sich nicht vermindert hat, sondern daß im Gegenteil mit einer Erhöhung zu rechnen ist.

Die gegenwärtige Verbreitung des Braunbären in Bulgarien wird in Abb. 1 dargestellt.

Craniometrische und dentographische Charakteristik von *Ursus arctos* L. aus Bulgarien

Craniometrische und dentographische Angaben über *Ursus arctos* L. aus Bulgarien sind ziemlich spärlich. Einige diesbezügliche Notizen werden in einigen Arbeiten von Popov (1925, 1933) angetroffen, desgleichen auch in Publikationen von Markov (1951, 1958, 1963).

Der Schädel ist groß und massiv (siehe Abb. 2). Die craniometrischen Angaben von sieben Schädeln von *Ursus arctos* L. aus dem Rila-Rhodopen-Massiv zeigen eine gewisse Variabilität in Abhängigkeit vom Geschlecht, dem Alter und dem Fundort. Die Schädel der männlichen Individuen sind größer. Die craniometrischen Ausmaße von drei männlichen und vier weiblichen Exemplaren sind in Tab. 2 dargestellt, in der die Variationsgrenzen (Minimum-Maximum) und deren arithmetischer Mittelwert (x) verzeichnet sind. Die Maße der charakteristischen diagnostischen Condylobasallänge betragen bei den untersuchten sieben Exemplaren im Minimum 269 mm

Verbreitung und Anzahl von *Ursus arctos* L. in Bulgarien[1]

Gebirgsgebiet	Forstwirtschaften	Anzahl		Gebirgsgebiet	Forstwirtschaften	Anzahl	
		der Bären überhaupt	Schadbären			der Bären überhaupt	Schadbären
Stara planina u. Sredna gora	Belogradčik	—	—	Rila	Ichtiman	—	—
	Berkovitza	—	—		Rila-Kloster	12	9
	Vratza	—	—		Stanke-Dimitrovo	17	6
	Rossitza	5	—		Batschevo	5	5
	Tschernitza	8	3		Blagoevgrad	6	—
	Ribaritza	15	—		Gotze-Delcev	8	2
	Gabrovo	2	—		Raslog[2]	5	1
	Pavel-Banja	24	6		Simitli[2]	14	2
	Kasanlàk	20	7		Jakoruda	3	1
	Boruschtiza	6	—		Kostenetz	24	8
	Roseno	10	2		Samokov	12	3
	Karlovo	9	5		Borovetz	12	8
	Kotel	1	1		Belitza	7	3
	Trojan	4	1				
	Insgesamt	104	24		Insgesamt	125	48
Rhodopen	Sneschanka	12	2	Pirin	Bansko	20	2
	Schirokopole	3	3		Simitli	4	—
	Plovdiv	2	2		Gara Pirin	15	4
	Assenovgrad	5	2		Raslog	5	—
	Kričim	1	1		Sandanski	36	6
	Devin	3	2		Tri-reki	37	10
	Tschepelare	10	3				
	Chvoina	9	4		Insgesamt	117	22
	Michalkovo	8	2				
	Rakitovo	14	1	Beltschanitza, Plana, Verila	Samokov	8	2
	Beslet	8	1				
	Vischteritza	1	—				
	Diktschan	14	4				
	Slataritza	—	—		Insgesamt	8	2
	Insgesamt	90	27		Insgesamt f. Bulgarien	444	123

[1] In der Tabelle wurden auch die Forstwirtschaften angegeben, in denen *Ursus arctos* in jüngster Vergangenheit noch angetroffen wurde (lt. Enquete von 1934), aus denen er jedoch heute verschwunden ist.

[2] Forstwirtschaften, die auch einen Teil des Pirin-Gebirges umfassen.

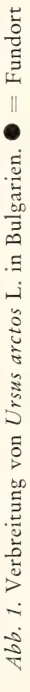


Abb. 1. Verbreitung von *Ursus arctos* L. in Bulgarien. ● = Fundort

und im Maximum 330 mm ($\bar{x}$ = 293,42), was mit den Variationsgrenzen des gleichen Merkmals bei 18 Exemplaren von *Ursus arctos* L. aus dem europäischen Teil der Sowjetunion übereinstimmt (OGNEV 1931). Aber dieses Merkmal zeigt bei den Exemplaren aus Bulgarien einen niedrigen Mittelwert. Das andere charakteristische Merkmal, die zygomatische Breite, variiert stark, wie aus Tab. 2 zu ersehen ist. Die Zahnformel von *Ursus arctos* lautet: $\frac{3.1.4/3/.2}{3.1.4/2/.3} = 42$. Der zweite Prämolar des Oberkiefers ist ziemlich klein; er fällt zeitlich aus, und in unserem Fall fiel auch bei den sieben Exemplaren der erste Prämolar aus. Der zweite und dritte Prämolar des Unterkiefers weisen desgleichen kleine Ausmaße auf, und diese Zähne fallen noch im Jugendalter aus, wobei sich bei den übrigen Prämolaren ein Diastem bildet. Die Caninen des Oberkiefers sind im allgemeinen massiver als die des Unterkiefers (Tab. 3). Die Caninenhöhe des Oberkiefers (bei 5 Exemplaren) variiert von 29,0 bis 39,6 mm ($\bar{x}$ = 32,00) und die des Unterkiefers von 28,4—35,5 mm ($\bar{x}$ = 30,90). Der vierte Prämolar des Oberkiefers ist länger und breiter als der des Unterkiefers. Der zweite Molar des Oberkiefers ist am massivsten, mit erheblich größerer Länge und Breite als der des Unterkiefers.

Die errechneten Längen- und Breitenunterschiede (a—b), Verhältnisse $\frac{a}{b}$ und Indices $\left(\frac{b.\ 100}{a}\right)$ der Caninen, Prämolaren und Molaren von Ober- und Unterkiefer zeigen bei sieben Exemplaren von *Ursus arctos* in Bulgarien charakteristische dentographische Eigenheiten.

Nach PETKOV (1929) „wurden zwei Exemplare unserer Rhodopenbären im Londoner Museum als *syriacus*“ bestimmt.

Aber das von uns untersuchte Material von *Ursus arctos* aus dem Rila-Rhodopen-Massiv zeigte nach seiner Fellzeichnung und nach den craniometrischen Merkmalen, daß der Braunbär in Bulgarien der Unterart *Ursus arctos arctos* L. zugehört.

Die Unterschiede in der Unterartzugehörigkeit von *Ursus arctos* in Bulgarien können nur nach Sammeln von reichhaltigeren systematischen Vergleichsmaterials bei uns und in den Arealen von *Ursus arctos arctos* L. und *Ursus arctos syriacus* Hem. et Ehr. endgültig geklärt werden.

Tabelle 2

Schädelmaße von *Ursus arctos* L. in Bulgarien

Maße in mm	n	min.	max.	$\bar{x}$
Condylobasallänge	7	269	330	293,42
Größte Länge	7	277	350	307,57
Basallänge	7	252	310	293,42
Länge der Gesichtsschädelpartie	7	144	175	157,00
Länge der Gehirnschädelpartie	7	136	166	150,57
Nasallänge	7	66	85	76,43
Länge des harten Gaumens	7	135	168	149,71
Jochbogenbreite	7	166	214	185,57
Interorbitalbreite	7	64	92	72,86
Postorbitalbreite	7	61	72	67,57
Mastoidbreite	7	116	172	140,14
Schnauzenbreite über den Caninen	7	60	78	68,71
Unterkieferlänge	7	189	237	211,44

Aufenthaltsorte des Braunbären

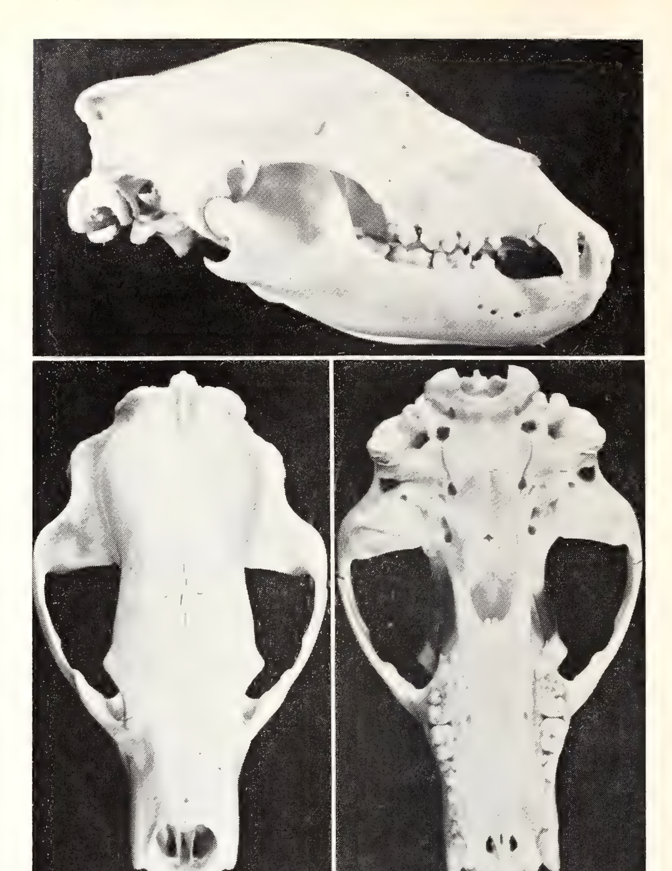


Abb. 2. Schädel von *Ursus arctos* L. in Bulgarien. *Oben:* Norma lateralis — *Unten links:* Norma dorsalis — *Unten rechts:* Norma basilaris

Der Braunbär besiedelt die großen Waldkomplexe unserer Gebirge, wo sich Hochwald und vor allem alte Baumbestände befinden. Dort zieht er sich an stille Plätze zurück, wohin weder Menschen noch der Lärm von Transportmitteln dringen können. Im Sommer erklimmt der Bär auch die Zone der Hochgebirgsweiden. Dort wählt er sich als Zufluchtsort geeignete Krummholzkiefernbestände.

Nicht alle Individuen zeigen unbedingte Anhänglichkeit an ihre Aufenthaltsorte. Wie der Schadbär, so wechseln auch harmlose Individuen manchmal ihren Aufenthaltsort und erreichen bei ihren Streifzügen erhebliche Entfernungen. Interessant ist auch die Neigung einiger Individuen, besonders der jüngeren, Obstgärten aufzusuchen, wo sie besonders im Herbst Fallobst (Pflaumen u. a.) zu sich nehmen.

Hier muß auch die Einstellung des Braunbären zum Fortschritt der Kultur berührt werden. Wenn wir die Verbreitung des Bären in der Vergangenheit in anderen europäischen Ländern und bei uns verfolgen, kommen wir unschwer zur Schlußfolgerung, daß sich dieses Tier dem Fortschritt der Kultur schwer anpaßt. Mit dieser Tatsache muß die starke Verminderung oder das Verschwinden in einigen Ländern und Gebieten erklärt werden.

Beobachtungen aus dem Leben des Braunbären

Spezielle Studien über die Biologie des Braunbären in Bulgarien wurden nicht durchgeführt. Hier wollen wir uns nur damit begnügen, einige Beobachtungen aus dem Leben von *Ursus arctos* in Bulgarien mitzuteilen.

Die Paarungszeit liegt beim Braunbären in den Monaten Mai—Juni. Während dieser Zeit streifen die Bären herum, und oft kommt es zwischen den Männchen zu grimmigen Kämpfen, wobei deren Gebrüll weit zu hören ist. Nach der Befruchtung verläßt das Männchen seine Partnerin. Das Weibchen wirft im Dezember oder Januar

Tabelle 3

Zahnmaße von *Ursus arctos* L. in Bulgarien

Zähne / Maße in mm	n	C^1	C_1	P^4	P_4	M^1	M_1	M^2	M_2	M_3
		7	7	7	7	7	7	7	7	7
Länge (a)	min.	19,0	19,0	14,0	12,0	20,0	22,0	32,0	22,0	16,6
	max.	27,0	25,0	16,5	13,0	23,0	24,0	37,5	25,0	20,0
	$\bar{x}$	22,14	21,37	15,11	12,71	21,71	22,80	33,91	23,11	18,07
Breite	min.	13,0	13,0	11,0	6,0	15,0	10,5	17,0	13,5	14,0
	max.	18,0	16,5	12,5	8,0	18,0	13,0	20,0	16,6	15,0
	$\bar{x}$	15,57	14,07	11,56	6,86	16,71	11,59	18,27	13,89	14,43
Unterschied (a—b)	min.	6,0	6,0	2,5	5,0	4,0	9,0	13,2	7,0	2,0
	max.	9,0	8,0	4,5	7,0	6,0	12,4	17,5	9,5	5,0
	$\bar{x}$	6,87	7,09	3,33	5,78	5,00	11,06	15,64	7,91	3,63
Verhältnis $\left(\frac{a}{b}\right)$	min.	1,39	1,45	1,20	1,63	1,23	1,69	1,68	1,43	1,13
	max.	1,54	1,65	1,39	2,17	1,35	2,14	1,97	1,63	1,36
	$\bar{x}$	1,47	1,51	1,31	1,86	1,30	1,97	1,86	1,51	1,25
Index $\left(\frac{b.\ 100}{a}\right)$	min.	65,00	60,47	72,15	46,16	72,73	46,67	50,75	61,36	73,68
	max.	72,00	68,42	83,00	61,54	81,82	59,09	59,51	69,75	88,24
	$\bar{x}$	67,86	66,29	80,26	54,16	75,39	50,96	53,90	66,19	80,22

Junge und übernimmt allein die Sorge für die Aufzucht des Nachwuchses. Die kleinen Bären werden blind geboren. An Größe kommen sie einem Ziesel gleich, und sie sind mit kurzen, glatten, lichtgelben Haaren bedeckt. Bis zum Frühlingsanfang verläßt die Bärenmutter ihre Höhle nicht. Dadurch schützt sie die Jungen vor der Winterkälte.

Für den Winter richtet sich der Braunbär einen Bau (Höhle), und beim ersten Schneefall Ende November oder Anfang Dezember sucht er sein Winterquartier auf. Es ist festgestellt worden, daß die Weibchen früher ihren Bau aufsuchen, während die Männchen noch im Dezember, ungeachtet eintretender Schneefälle, herumstreifen. Der Braunbär fällt nicht in einen echten Winterschlaf; wenn er durch irgend etwas gereizt, d. h. aufgestört wird, verläßt er seinen Bau. Die Dauer seines Aufenthaltes im Winterquartier hängt von der Strenge des Winters ab.

Schadbären und die von ihnen verursachten Schäden

Im Grunde genommen ist der Braunbär ein Allesfresser; er verschmäht auch Aas nicht. Aber ein Teil der Bären zieht Fleischnahrung vor, und diese werden bei uns in Bulgarien als Raub- oder Schadbären (stravnitzi) bezeichnet. Es wird gesagt, daß ein Bär, der einmal Blut geleckt hat, d. h. irgendein Tier gerissen und verschlungen hat, von Blutgier erfaßt wird und vor allem Fleischnahrung sucht. Aber eine derartige Spezialisierung ist kaum anzunehmen. Die Angaben, über die wir auf Grund langjähriger Beobachtungen verfügen, sprechen dafür, daß nur wenige Bären aus Gründen, die wir nicht klären konnten, ausgesprochene Fleischfresser sind, während die meisten nur zufällig und unter günstigen Umständen andere Tiere überfallen, weil der Bär nur selten Gelegenheit hat, sich ausschließlich von Fleisch zu ernähren.

Der Braunbär fürchtet sich grundsätzlich vor den Menschen, besonders aber, wenn auf ihn geschossen wurde. Das schließt aber nicht aus, daß er manchmal am hellen Tag zum Angriff übergeht und Herden auf den Hochgebirgsweiden oder das Vieh in der Umgebung der Dörfer überfällt. Typisch ist in dieser Hinsicht die Begebenheit, deren Zeugen wir im Jahre 1933 in der Nähe des Reservates „Parangalitza“ im Rila-Gebirge wurden. Im Sägewerk, wo wir einquartiert waren, überquerte eines Abends eine Kuh den Fluß, um zu weiden. Die Wiese war 200—250 m vom Sägewerk entfernt. Obwohl vor dem Sägewerk helles Feuer brannte und Menschen sich bewegten, wurde die Kuh von einem Bären angefallen. Als den Hirten das Tragen von Gewehren verboten war, überfielen im Pirin-Gebirge Bären am hellen Tag Schafherden.

Aus den Angaben in Tab. 1 ist zu ersehen, daß im Jahre 1959 in unserem Lande 123 Schadbären gezählt wurden, oder daß rund 28 % aller Bären dieser Kategorie angehörten.

Nach den im Jahre 1959 gesammelen Angaben töteten die Schadbären in unserem Lande folgende Haustiere: 59 Pferde, 16 Esel, 13 Maultiere, 87 Rinder und Büffel, 394 Schafe und ein Hausschwein.

Diese geringen Verluste sind im Verhältnis zur Gesamtzahl der Schadbären unbedeutend und erlauben die Feststellung, daß nur ein kleiner Teil der als Schadbären bezeichneten Tiere tatsächlich auf Fleischnahrung spezialisiert ist, während der Großteil nur zufällig Haustiere überfällt. Diese Behauptung spielt für unsere Einstellung zum Braunbären eine große Rolle.

Ursachen für die Verminderung der Anzahl der Braunbären und Maßnahmen zu ihrer Erhaltung

Das Verschwinden des Braunbären in vielen europäischen Ländern oder das starke Absinken der Bestände ist einerseits darauf zurückzuführen, daß er wegen der von ihm verursachten Schäden in Gegenden mit primitiver Viehzucht als schädliches Raubtier verfolgt wurde. Andererseits wurden der Art durch intensive Waldwirtschaft die geeigneten Aufenthaltsorte entzogen. Letzteres wirkt sich auf den Nachwuchs ungünstig aus.

Nach unserer Befreiung vom türkischen Joch förderte der Staat bis zum Jahre 1903 die Ausrottung des Braunbären, indem er für ein erlegtes weibliches Exemplar 20 Leva in Goldmünze zahlte, für ein Männchen 10 Leva und für ein Bärenjunges 5 Leva. Aber auch nach Aufhebung dieser Prämienzahlung wurde der Bär ohne jede Einschränkung weiter ausgerottet. Dadurch ging die Zahl des Braunbären stark zurück und seine Verbreitung wurde erheblich eingeschränkt.

Im Jahre 1934 ließ der Verwaltungsrat der Bulgarischen Jäger- und Schützenorganisation „Sokol" — um das Bestehen des Braunbären bei uns besorgt — durch die Jägervereine eine Enquete durchführen, die ergab, daß im Lande rund 300 Braunbären existierten. Als Ergebnis dieser Untersuchung wurde die Vernichtung von Braunbären — außer Schadbären — verboten. Der Abschuß von Schadbären geschieht mit spezieller Erlaubnis des Komitees für Forstwesen und Forstindustrie.

Die Angaben, die aus der von uns durchgeführten Enquete gewonnen wurden, zeigen, daß sich die Zahl der Braunbären im Lande in einer Periode von 25 Jahren von rund 300 Stück auf rund 450 Exemplare vermehrt hat, d. h. um 50 %. Daraus ist zu ersehen, daß der reale Jahreszuwachs des Braunbären ziemlich unbedeutend ist. Dies kann damit erklärt werden, daß die Bärin sich nur alle zwei Jahre paart, und daß sie nur zwei Junge wirft, die zudem, da sie im Winter geboren werden, zum Großteil Opfer der ungünstigen Bedingungen während der kalten Jahreszeit werden. Dies steht auch in Zusammenhang mit der Waldwirtschaft, denn an vielen Plätzen wurde der Braunbär seiner Höhlen beraubt. Eine ungünstige Auswirkung hat auch die Wilderei, ein Übel, das bei uns noch immer nicht abgeschafft werden konnte. Aus all dem ergibt sich die Notwendigkeit wirkungsvoller Schutzmaßnahmen für den Braunbären, um dessen Verschwinden aus unserem Landschaftsbild zu verhindern.

Zusammenfassung

Es werden Angaben über die Verbreitung und die Anzahl der Braunbären in Bulgarien gemacht und versucht, eine craniometrische und dentographische Charakteristik des Braunbären *(Ursus arctos* L.) aus Bulgarien zu geben.

Die Untersuchungen über die Unterartzugehörigkeit des Braunbären in Bulgarien lassen darauf schließen, daß er zu der Unterart *Ursus arctos arctos* L. gehört.

Außerdem werden Beobachtungen über Aufenthaltsorte und Lebensweise des Braunbären aufgezeichnet. Die Angaben über die von Schadbären verursachten Schäden zeigen, daß sie verhältnismäßig gering sind und gewöhnlich durch Zufall geschehen. In Bulgarien wurden bereits im Jahre 1935 Maßnahmen zur Erhaltung des Braunbären unternommen. Nur das Erlegen von Schadbären ist erlaubt, aber auch nur mit behördlicher Genehmigung.

Summary

The brown bear (Ursus arctos L.) in Bulgaria

In this article some information is given on the spreading and the number of brown bears in Bulgaria. Also an attempt of craniometric and dentographic characteristics is made on

the brown bear (*Ursus arctos* L.) in Bulgaria. The investigations permit the acceptation that the brown bear of Bulgaria belongs to the subspecies *Ursus arctos arctos* L.

Furtheron, the article deals with the habitations of the brown bear and presents some observations on its way of living. The data on damages, as attacks of men and live-stock, caused by bears show that they are not too important and usually are of accidental character. In Bulgaria already in 1935 measures were taken for preservation of the brown bear. Hunting is permitted only of those bears which really attack men and live-stock, but a special hunting permission is necessary.

Literatur

Bobrinskij, N. A.; Kuznezov, B. A.; Kuzyakin, A. P. (1965): Bestimmungsbuch der Säugetiere der UdSSR. Moskau: Akad. Verl. (russ.).

Bromlei, G. F. (1965): Die Bären im Süden des Weitostens UdSSR. Moskau und Leningrad: Wiss. Verl. (russ.).

Ellerman, J. R.; Morrison-Scott, T. C. S. (1951): Checklist of Palaearctic und Indian Mammals 1758 to 1946. London: British Museum.

Gromov, J. M.; Gureev, A. A.; Novicov, G. A.; Strelkov, P. P.; Tschaski, K. K. (1963): Säugetierfauna der UdSSR. **2.** Moskau und Leningrad: Akad. Verl. (russ.).

Kazarov, D. (1935): Eine Untersuchung über das Vorkommen des Bären in Bulgarien während der Jahre 1934 und die Maßnahmen zu seinem Schutz. Jagdbibliothek **14** (bulg.).

Kovatschev, V. T. (1925): Die Säugetierfauna Bulgariens. Sofia: Arbeiten des bulg. landwirtschaftl. Inst. **11** (bulg.).

Markov, G. (1951): Die quaternären Säugetiere in Bulgarien. Mitt. des Zool. Inst. b. d. Bulg. Akad. d. Wiss. **1,** 99—199 (bulg.).

— (1958): Beitrag zur Geschichte der Säugetiere in Bulgarien (Material aus Seuthopolis). Mitt. des Zool. Inst. b. d. Bulg. Akad. d. Wiss. **7,** 133—161 (bulg.).

— (1959): Die Säugetiere in Bulgarien. Sofia: Verl. Wissenschaft u. Kunst (bulg.).

— (1963): Beitrag zur Untersuchung des Höhlenbären (*Ursus spelaeus* Blumenb.) in Bulgarien. Mitt. des Zool. Inst. u. Mus. der Bulg. Akad. d. Wiss. **14,** 5—26 (bulg.).

— (1972): Säugetiere. Sofia: Verl. Wissenschaft u. Kunst (bulg.).

Novicov, G. A. (1956): Die Raubtiere der UdSSR. Moskau und Leningrad: Akad. Verl. (russ.).

Ognev, S. J. (1931): Die Säugetiere Ost- und Nordeuropas. II: Die Raubsäugetiere. Moskau und Leningrad: Akad. Verl. (russ.).

Petkov, P. (1929): Unsere Jagdsäugetiere. Jagdbibliothek 2 (bulg.).

Popov, R. (1925): Die Beljakowische Platte-Höhle und vorzeitliche Wohnorte. Materialien zu einer archäologischen Karte Bulgariens. III (bulg.).

— (1933): Die Höhle „Mirislivka". Ein Beitrag zur Kenntnis der Diluvialfauna und der Kultur des diluvialen Menschen in Bulgarien. Ausgaben des Archäologischen Volksmuseums in Sofia 26 (bulg.).

— (1936): Die fossilen und subfossilen Tierreste in den schon erforschten Höhlen Bulgariens. Mitt. der Speläologischen Gesellschaft in Sofia (bulg.).

Ruskov, M. (1961): Über die Verbreitung des Bären (*Ursus arctus* L.) in Bulgarien. Wiss. Arbeiten des Bulg. höheres Forsttechnisches Inst. IX, 185—197 (bulg.).

Stroganov, S. J. (1962): Die Säugetiere Sibiriens. Die Raubtiere. Moskau: Akad. Verl. (russ.).

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Georgi Markov, Zool. Inst. d. Bulgarischen Akad. d. Wissenschaften Boul. Ruski 1, Sofia, Bulgarien

A note on the systematic position of the Muntjac (Artiodactyla, Cervidae)

By C. P. Groves

Department of Physical Anthropology, Cambridge University

Receipt of Ms. 5. 11. 1973

The Muntjac and its relatives the Tufted deer (genera *Muntiacus* and *Elaphodus)* have always been assigned an isolated position among the Cervidae. It is true that they bear a fairly close resemblance to certain Miocene genera such as *Euprox,* but at the same time their relatively primitive features should not be allowed to obscure any similarities they may have with more specialised, recent groups.

Because of their supposed isolation, generally resulting in the muntjac being assigned a separate subfamily (Muntiacinae or Cervulinae), a consideration of their relationship may help to clarify the systematics of the living Cervidae as a whole. A brief summary of the history of the classification of this group will therefore be given.

The earliest attempt to split up the Cervidae into groups was by Brooke (1878), who proposed a basic division into Plesiometacarpi (deer in which the rudiments of metacarpals II and V are retained at the proximal end of the cannons) and Telemetacarpi (in which it is the distal ends which are retained). To the first group belonged the muntjac and the Red Deer group; to the second, all the other deer. Brooke also pointed out certain other features which help to divide up the Cervidae: division of the choanae, position of the metatarsal tuft, and premaxillary-nasal articulation. These subsidiary features did not, however, entirely agree in their distribution with the metacarpal characters, as Brooke himself noted.

Lydekker (1915) did not divide up the Cervidae beyond putting the Musk deer *(Moschus)* into a subfamily of its own: but these latter are today not considered true deer in any case and are placed in a family, Moschidae, of their own (Flerov 1952).

Pocock (1923) proposed a division into eight subfamilies of the Cervidae; his prime division being between the Plesiometacarpal and Telemetacarpal groups. Within the Telemetacarpal group, he used the character of the vomer mentioned by Brooke to separate the Pudinae, Odocoileinae and Rangiferinae from the Hydropotinae, Capreolinae and Alcinae; with the Plesiometacarpal group he distinguished two subfamilies, Cervinae and Muntiacinae, on the grounds that 1. in the latter the naviculo-cuboid and external and median cuneiforms are all fused together, 2. the male muntjac has a long, daggerlike canine whereas cervine stags have the upper canine absent or minute, 3. the antler pedicels are very long in Muntiacinae, short in Cervinae.

Simpson (1945) also makes the Plesio- vs. Telemetacarpal division the primary one in his classification, recognising two large subfamilies, Cervinae for the Plesio- and Odocoileinae for the telemetacarpal groups, and two small ones, Moschinae (now removed from the Cervidae altogether: see above) and Muntiacinae. The theoretical standpoint therefore seems to be that Brooke's divisions are of prime importance,

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 369—372
© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

except that the muntjac group is too primitive to be allowed to take its place in its respective group (which would be the plesiometacarpal group, the Cervinae of SIMPSON).

The system adopted by FLEROV (1952) is totally different from any of these. Roundly criticising SIMPSON for in effect making a division of the Cervidae on the basis of a single character, he uses skull-characters to reshuffle the various genera while retaining two subfamilies with the same nuclei as SIMPSON. Basically, *Alces* and *Capreolus* are now transferred to the Cervinae and *Hydropotes* is made the type of a special subfamily, Hydropotinae; the residue of the New World deer plus *Rangifer* are retained in a subfamily Neocervinae (basically, SIMPSON's Odocoileinae).

We thus have now two large subfamilies, distinguished by the presence or absence of a vomerine septum in the nasal cavity (and other skull characters) instead of by the metacarpal rudiments, and two "primitive" subfamilies instead of one. The main contribution in this scheme was to show that *Alces* and – more especially – *Capreolus* are really quite closely related to the *Cervus* group in spite of their metacarpal types. But still the muntjac is excluded because of its claimed primitive status, and indeed a second subfamily has now been erected on a similar basis.

The arrangement of HALTENORTH (1963) returns to a scheme like that of POCOCK, with a number of subfamilies rather than a basic division. Although *Capreolus* is retained in the Odocoileinae, both *Alces* and *Hydropotes* have been raised to subfamily rank, in addition to *Rangifer;* a curious move, as both SIMPSON and FLEROV agreed that this genus is close to *Odocoileus* and the true New World deer.

Two other studies that need to be mentioned, as they provide further bases for systematic conclusions without however, themselves making new subfamilial arrangements, are those of POCOCK (1935) and MEUNIER (1963). The former is a survey of incisor forms in Cervidae, and has been subsequently extended by HALTENORTH (1963); the latter is a study of skull angles, especially the basicranial angulation.

If we take the results of all these studies together, character by character, we find very definite indications as to the relationships of the muntjac group:

1. Like the Cervinae *(Cervus, Elaphurus* etc.), muntjac are plesiometacarpal; they are, moreover, the only other deer which are. As this implies a virtually non-functional role for the lateral digits – since these do not articulate with the lateral metacarpal rudiments – it seems likely that this is a strong specialisation. Indeed in *Muntiacus,* though not in the closely allied *Elaphodus,* the lateral digits are more or less absent and have no skeletal elements.
2. Again like the Cervinae, the choanal opening is undivided. In this case we have probably a resemblance due to retention of a primitive (symplesiomorph) condition; it is shared with *Alces, Capreolus* and *Hydropotes,* while the Odocoileinae have a specialised condition in which the vomer extends dorsally to fuse with the palatines, making a septum for the nasal cavity.
3. The basicranial axis is straight as in the Cervinae, *Alces, Capreolus* and *Hydropotes,* and contrasts with the typical Odocoileine condition which shows lordosis.
4. The anterior ends of the premaxillae are rounded as in the Cervinae and in the three genera listed above, not notched as in the Odocoileinae. This, like (2), may well be a primitive character.
5. The angle between the palatal plane and the pharyngeal skull-base plane (MEUNIER 1963) is below 165° in *Muntiacus* as in the Cervinae. In this case, some of the Odocoileinae show values also under 165°, but the three other Old World genera mentioned above have values above this.
6. The choanal height angle lies between 10 and 15° as in the Cervinae and most of the Odocoileinae; *Alces* has an angle in this range, but in *Hydropotes* and certain Odocoileines it is lower, while in *Capreolus* alone in the family it is above 15°.

7. The rhinarium is large, enclosing the nostrils, in *Muntiacus;* this is likely to be a primitive character as only cold-adapted deer *(Alces, Rangifer, Pudu)* have smaller rhinaria.
8. The incisors show a characteristic size relationship in various deer. In muntjac, as in *Axis* and *Dama* (two of the cervine group), the breadth of I_1 is greater than the combined breadth of the other two incisors and the canine. In the other cervines, as well as in *Hydropotes,* I_1 breadth is about equal to the combined breadth of I_2 and I_3, or equal to these plus the canine. *Capreolus* falls into this group as well. But in the Odocoileinae and in *Alces,* the size discrepancy is far less, I_1 being only half the combined breadth of the other incisors plus the canine, and in some cases not much broader than I_2 alone.
9. The pedal glands of the hindfoot are long and deep in muntjac, as in *Dama* and *Axis, Hydropotes,* and some odocoileines *(Pudu* and *Mazama).* In other deer they are simple and pocket-like, but in other cervines *(Cervus, Rusa* etc.) lacking altogether.
10. The special features of muntjac are in most cases only exaggerations of tendencies already present in other deer, especially the Cervinae:
    a. The nasal bones are very short, and fail to reach back to the level of the orbits. This character is less marked in *Elaphodus,* and foreshadowed in some individuals of other genera, e.g. *Axis.*
    b. The orbits are not tubular like those of most deer. This seems to be partly dependant on size; in *Hydropotes, Pudu* and *Mazama* there are also non-tubular orbits, and those of *Axis porcinus* and some of the small Philippine *Rusa* are less so than most.
    c. The long, dagger-like upper canines of males are shared only with *Hydropotes* among the Cervidae, and in the latter they are much more strikingly developed. Some deer have lost the upper canines entirely, which is why those of muntjac are so conspicuous, but small ones are regularly present in the Cervinae (except *Dama*) and in some Odocoileinae.
    d. The facial "ribs" of *Muntiacus* – downward prolongations of the antler pedicels – and the great length of the pedicels themselves are only the extreme development of tendencies common among the smaller Cervinae (e.g. *Axis porcinus, Cervus nippon,)* and are seen much more exaggerated in *Muntiacus* than in *Elaphodus.*
    e. The extensive fusion of tarsal bones is not seen in any other deer except *Pudu,* in which the medial cuneiform is still free, and in which, in any case, it is likely to be convergent. This is therefore a real special feature of muntjac.

An examination of a number of features has, therefore, shown that there is no reason to exclude *Muntiacus* from the Cervinae; it is indeed probably closer to the central group of cervina genera – *Cervus, Axis, Dama, Elaphurus* – than *Alces,* probably even than *Capreolus.* It is probable that *Hydropotes* is another member of this subfamily, though an aberrant one owing to its total lack of antlers: the question of this remarkable genus is more difficult it being uncertain whether its resemblance to the Cervinae are due to common retention of primitive features or not. But in the case of *Muntiacus* there is no doubt.

Summary

A survey of the features used to divide the subfamilies of Cervidae shows that the muntjac, *Muntiacus* and *Elaphodus,* are true cervines, and rather closely related to *Cervus* and its allies. There is no reason to refer them to a separate subfamily as has been done by almost all authors up to now.

Zusammenfassung

Eine Notiz über die systematische Stellung der Muntjacs (Artiodactyla, Cervidae)

Ein Merkmalsüberblick beschäftigt sich mit den Unterschieden der Unterfamilien innerhalb der Cervidae. Dabei zeigt sich, daß die Muntjacs *Muntiacus* und *Elaphodus* mit *Cervus* und dessen Verwandten eng verbunden sind und somit echte Cervinae darstellen. Es gibt keinen Grund, eine eigene Unterfamilie Muntiacinae aufzustellen, was bislang fast jeder Verfasser tat.

Résumé

Une note sur la position systématique du Muntjac (Artiodactyla, Cervidae)

Un aperçu sur les charactères employés à diviser les sous-familles des Cervidae a montré que les muntjac, *Muntiacus* et *Elaphodus,* sont des vrais cervinés, étroitement affinés á *Cervus* et ses parentés. Il n'y a pas de raison pour les separer en une sous-famille spéciale, comme a été fait par presque tous les auteurs jusqu'à maintenant.

References

Brooke, V. (1878): On the classification of the Cervidae, with a synopsis of the existing species. P. Z. S. London, 883—928.
Flerov, C. C. (1952): Musk deer and deer. Fauna of USSR, Moscow/Leningrad. (Trans. Israel program for scientific translations, 1960).
Haltenorth, Th. (1963): Klassifikation der Säugetiere: Artiodactyla. Handb. Zool. **8.**
Lydekker, R. (1915): Catalogue of Ungulate Mammals in the British Museum. **4.** London: B. M. Trustees.
Meunier, K. (1963): Die Knickungsverhältnisse des Cervidenschädels, mit Bemerkungen zur Systematik. Zool. Anz. **172,** 184—216.
Pocock, R. I. (1923): On the external characters of *Elaphurus, Hydropotes, Pudu* and other Cervidae. P. Z. S. London, 181—207.
— (1935): The incisiform teeth of European and Asiatic Cervidae. P. Z. S. London **1,** 179 bis 194.
Simpson, G. G. (1945): The principles of classification and a classification of mammals. Bull. Amer. Mus. N. H., **85.**

Author's address: Dr. Colin P. Groves, Dept. of Prehistory and Anthropology, SGS, Australian National University, Canberra, AO, 2600, Australia

Beobachtungen am Weißwedelhirsch und an anderen Cerviden in Bolivien

Von H. Jungius

Eingang des Ms. 1. 4. 1974

Einleitung

Der Weißwedelhirsch (*Odocoileus virginianus* Zimmermann, 1780) zeichnet sich unter den Cerviden, im besonderen denen der Neuen Welt, durch eine weite Verbreitung und große Anpassungsfähigkeit an unterschiedliche Lebensräume aus. Seine breite ökologische Valenz ermöglicht es ihm, Tiefländer, Mittelgebirge und Hochgebirge vom südlichen Kanada bis zum südlichen Peru zu besiedeln, einen Raum, der von den borealen Wäldern des Nordens bis zu den Savannen, Regenwäldern und Bergweiden der Tropen reicht und Biotope von Meereshöhe bis in 4500 m Höhe einschließt. Nur wenig andere Großsäuger der Neuen Welt zeigen eine derartig weite Nord-Süd- und Ost-West-Ausdehnung (z. B. der Puma in der Nord-Süd-Verbreitung).

Diese weite Verbreitung und die Vielfalt der besiedelten Biotope hat zur Aufspaltung der Art in zahlreiche Populationen geführt, die sich mit Ausnahme der Inselformen mosaikartig aneinanderreihen, und an deren Grenzen sich Übergangsformen entwickelt haben. Der Weißwedelhirsch ist eine ausgesprochen polytypische Art, die in zahlreichen Variationen (Unterarten) auftritt und somit von gewissem tiergeographischen, phylogenetischen und ökologischen Interesse ist. Die Vitalität der einzelnen Unterarten und ihre Verbreitungsgrenzen sind nur zum Teil genau bekannt oder werden unterschiedlich interpretiert, z. B. an der Südgrenze des Areals. Während über die nord- und mittelamerikanischen Unterarten des Weißwedelhirsches zum Teil sehr detaillierte Arbeiten vorliegen, ist die Verbreitung und im besonderen die Biologie vieler südlicher Unterarten nur ungenau oder wenig untersucht worden. Ziel dieser Arbeit ist es darum, Kenntnisse zur südlichen Verbreitung des Weißwedelhirsches vorzulegen und die Arealgrenze der südlichen Formen neu zu definieren, sowie einen Beitrag zur Höhenverbreitung und Anpassung an einen bisher wenig bekannten Lebensraum in den bolivianischen Anden zu liefern.

Unterarten des Weißwedelhirsches

Haltenorth (1963) beschreibt 39 Unterarten, davon neun in Südamerika (sieben ausschließlich auf dem Festland). Whitehead (1972) unterscheidet 38 Unterarten, davon acht in Südamerika (sechs ausschließlich auf dem Festland). Hershkowitz (1948) bestimmt wie Haltenorth (1963) 9 Unterarten, während Cabrera (1961) mindestens 3 Unterarten in Südamerika einschließlich Festland und Inseln unterscheidet. Trotz unterschiedlicher Auffassungen über die Gültigkeit von Unterarten trennen die genannten Autoren die südliche Form des Weißwedelhirsches als klare Unterart ab, nämlich als *Odocoileus virginianus peruvianus* (Gray, 1874), nach Hershkowitz (1948) *Dama virginiana peruviana* (Gray, 1874). Untersuchungen der

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 373—383
© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

peruanischen Weißwedelhirschpopulation von BEHRENDT (1960, 1961) bestätigen diese Auffassung und betonen, daß trotz vorliegender Unterschiede in Färbung, Gewicht, Größe und Geweihform keine weitere Aufgliederung von *Odocoileus virginianus peruvianus* gerechtfertigt ist.

Als Verbreitungsgebiet werden von CABRERA (1961) und WHITEHEAD (1972) das südliche Ecuador und das westliche Peru zwischen 3000 und 4500 m Höhe angegeben. Nach GRIMWOOD (1964) besiedelt die Art den andinen Teil Perus zwischen Pazifik und Amazonastiefland von 600 m bis 4500 m Höhe. HALTENORTH (1963) schließt Südecuador aus, aber Peru und Bolivien ein. Als Südgrenze gibt er allerdings 12° südlicher Breite an, was der Nordwestecke Boliviens entspräche, nämlich dem Amazonastiefland in der Gegend des Madre de Dios, einen für den Weißwedelhirsch recht unwahrscheinlichen Lebensraum (siehe unten). CABRERA (1957) vermutet, daß sich das Vorkommen des Weißwedelhirsches von Peru auch auf das angrenzende Bolivien erstreckt, bemerkt aber, daß dafür keine klaren Hinweise vorliegen. HALTENORTH (persönliche Mitteilung 1973) kann ebenfalls keine genauen Angaben über das von ihm (1963) für Bolivien gegebene Vorkommen vorlegen.

Das Beobachtungsgebiet

Die hier vorgelegten Beobachtungen an Weißwedelhirschen stammen aus dem nordwestlichen Bolivien, und zwar von den Osthängen der Kordillere von Apolobamba oberhalb der Waldgrenze zwischen 3900 und 4100 m Höhe. Die Kordillere von

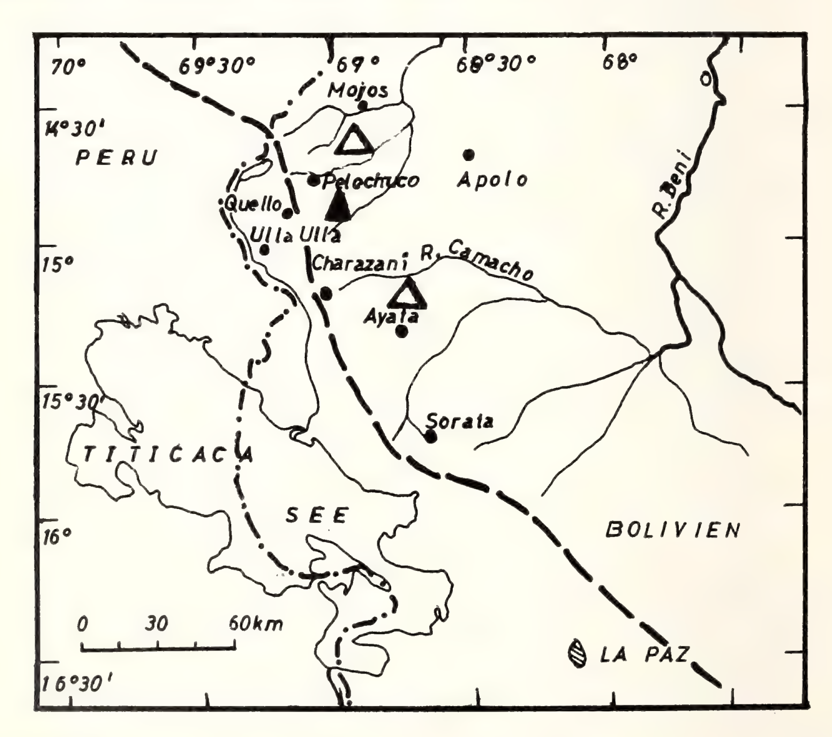


Abb. 1. Beobachtungsgebiet und Umgebung. ▲ Eigene Beobachtungen des Weißwedelhirsches; ∠ Beobachtungen anderer; --- Gebirgskämme und Westgrenze der östlichen Steigungsniederschläge und immerfeuchten Vegetation (nach TROLL 1952)

Apolobamba ist Teil der bolivianischen Ostkordillere, und zwar der nördliche Abschnitt der Cordillera Real. Dieser Gebirgszug liegt nordöstlich des Titicacasees und erstreckt sich im Norden über die bolivianisch/peruanische Landesgrenze, im Süden bis zur Schlucht des Rio Camato (AHLFELD 1969).



Abb. 2. Geweih eines Weißwedelhirsches von Einheimischen aus Quello, bemalt und bei Festen als Kopfschmuck benutzt

Das eigentliche Beobachtungsgebiet lag ca. einen Tagesritt südlich der Ortschaft von Pelechuco (Abb. 1). Dieser Abschnitt der Kordillere, einschließlich des Westhanges bis ca. 3800 m, ist Teil des bolivianischen Naturschutzgebietes „Reserva Nacional de Fauna Ulla Ulla", das mit Hilfe der UNESCO, des World Wildlife Fund (WWF) und der Zoologischen Gesellschaft von Frankfurt errichtet worden ist (JUNGIUS 1971, 1972). Im Rahmen meiner Arbeit in diesem Reservat wurde ich durch Hinweise aus der Bevölkerung sowie von Herrn BAPTISTA und durch zwei bei Einheimischen entdeckten Geweihen auf das Vorkommen des Weißwedelhirsches aufmerksam (Abb. 2).

Die Kordillere von Apolobamba ist einer der mächtigsten und zugleich abgeschiedensten Teile der bolivianischen Ostkordillere. Sie ist lediglich durch eine für Kfz von Ulla Ulla nach Pelechuco führende Straße erschlossen, die während des Höhepunktes der Regenzeit (Dezember—März) nur von geländegängigen Fahrzeugen befahren werden kann. Im Gegensatz zur Westseite der Kordillere, die eines der bedeutendsten Vikunagebiete Boliviens beherbergt (JUNGIUS 1971, 1972), ist die Ostseite kaum oder gar nicht besiedelt. Die stark vergletscherten Gipfel weisen Höhen von 5700 bis fast 6000 m auf (Palomani Cunca 5920 m, Soral 5471 m). Während Gletscherzungen am Katantikapaß bis 4750 m hinabreichen (April 1973), liegt die Schneegrenze bei ca. 5200 m (TROLL 1952). Auf Grund der starken Vergletscherung und der hohen Niederschläge (siehe unten), ist das Gebiet besonders reich an ganzjährig wasserführenden Bächen und Flüssen. Das Beobachtungsgebiet befand sich oberhalb der sogenannten Ceja de la Montaña (wörtlich „Bergwimper", Bezeichnung für die obere Grenze, 2800—3900 m, der tropischen Bergregen- und Nebelwälder des Andenosthanges) und liegt somit im Bereich der östlichen Steigungsniederschläge und Nebelzonen, die den Gebirgshang von ca. 2800 m bis zu den Kämmen und der Wasserscheide der Kordillere hinauf einhüllen (Abb. 3 und 4). Genaue Temperatur- und Niederschlagsmessungen liegen aus diesem Gebiet nicht vor. Die mittlere Jahrestemperatur der nächsten Meßstation liegt bei +7,0° C (Belem, Titicacasee, 3800 m Höhe, Messung 1960—1967) und kann für das Beobachtungsgebiet auf +3° C bis +4° C geschätzt werden. Nach der Niederschlagskarte von MONHEIM (1956) für den nördlichen Altiplano und angrenzende Zonen liegt das Beobachtungsgebiet zwischen der 1100- und 1200-mm-Linie gleichen Niederschlages. Angaben aus entsprechenden Zonen Perus sprechen ebenfalls von mindestens 1000 mm Niederschlag (TOSI 1960). Nach TROLL (1968) gehört diese Landschaft zum „Equatorial paramo—belt and tropical semi-evergreen high mountain grassland" („Pajonales"), eine Vegetationsform, die sich von Venezuela entlang der Anden in einem schmalen Streifen durch Südperu und Bolivien bis an das „Andenknie" in 17° 30' südlicher Breite fortsetzt und in ihrer Ausdehnung hangab von der Ceja de la Montaña und hangauf von den Gipfelzonen



Abb. 3. Sich auflösende Waldgrenze, westlich von Pelechuco

begrenzt wird. Tosi (1960) stellt diesen Raum zur Formation „Pluvial subalpino" und beschreibt ihn als die Zone, die den warmen, feuchten Luftmassen ausgesetzt ist, die von Osten, von der Ceja de la Montaña her aufsteigen und das Gebiet während der meisten Zeit des Jahres in dichten Wolkenschleiern verbergen. Diese Feststellung kann ich aus eigenen Beobachtungen unterstreichen. Während die Nächte meist klar sind, steigen in den Vormittagsstunden zwischen 9 und 10 Uhr die ersten Wolken auf, die bis zum Mittag, in der Regel aber bis zum frühen Nachmittag (14 bis 15 Uhr), die Hänge einhüllen.

Die über das ganze Jahr verteilten Niederschläge (mit einem Minimum zwischen Juni—September) und die warmen Luftmassen bewirken, daß die Gras- und Krautvegetation kaum vertrocknet, sondern üppig gedeiht. In steilen Lagen und in Geröllinseln, die standortmäßig günstiger zu sein scheinen, bestimmen bis zu 80 cm hohe, dichte Horstgräser, im besonderen *Calamagrostis eminens, Calamagrostis recta* und *Festuca dolichophylla,* zusammen mit der gelbblühenden *Senecio adenophylloides* und einer rotblühenden *Gentianella* sp. das Bild. Auf den offenen Hängen hingegen finden wir eine artenreiche Gras- und Krautflora, die sich zum Teil eng dem Boden anschmiegt, und in der im Gegensatz zu der oben genannten Formation kurze *Agrostis-* und *Dissanthelium-*Arten charakteristisch sind. Die typischen Vertreter dieser Gemeinschaft sind *Agrostis tolucensis, A. haenkeana, Dissanthelium mathewsii, Dissanthelium calycinum,* die etwa gleichhäufig anzutreffen sind, gefolgt von *Stipa brachyphylla.* Hangab werden diese Bergweiden von der sich auflösenden Waldgrenze des Gebirgswaldes abgegrenzt, der in Flußtälern keilförmig die steilen Hänge bis ca. 3900 m hochzieht (Abb. 3). Hier und da trifft man auch auf kleine, isolierte Gehölze, in denen Bäume der Gattungen *Polylepis, Buddleia, Gynoxys, Escallonia* und *Baccharis* sowie Büsche der Gattungen *Vaccinium, Berberis, Ribes, Brachyotum* und *Chuquiraga jussieui* anzutreffen sind (Tosi 1960; eigene Beobachtungen 1973).



Abb. 4. I = Von Weißwedelhirschen benutzte Bergweiden oberhalb der Waldgrenze (im schattigen Tal gelegen); II = bevorzugte Weidegründe des Andenhirsches

Beobachtungsergebnisse

Auf der Suche nach Weißwedelhirschen hielt ich mich in dem oben beschriebenen Gebiet 5 Tage auf und war in Begleitung des Leiters des Reservates J. Nogales und des Wildhüters L. Paez. Weißwedelhirsche wurden an zwei aufeinanderfolgenden Tagen (3. und 4. Mai 1973) festgestellt. Beobachtungsposten wurden um 8 Uhr bezogen. Um die Mittagszeit und im Laufe des Nachmittags wurden weitere Beobachtungen durch aufziehende Wolken unmöglich.

a. Lebensraum

Das ausgewogene Verhältnis von offenen Weideflächen, Waldrändern und kleinen Gehölzen sowie die stark gegliederte Landschaft bieten dem Weißwedelhirsch im oben beschriebenen Gebiet günstige Lebensbedingungen. Die Bergweiden bilden eine wichtige Nahrungsgrundlage, während Waldränder und Gehölze vor allem die erforderliche Deckung, aber auch eine Fülle weiterer Futterpflanzen anbieten. Im angrenzenden Peru wird die Art unter ähnlichen Bedingungen bis auf 4500 m Höhe angetroffen und steigt von hier aus bis auf 1130 m (Department Cuzco) hinab. Im zentralen Peru, in der Provinz Huanuco fand Grimwood (1969) sogar ein totes Tier in 600 m Höhe. Da sich die geographischen, klimatischen und Vegetationsverhältnisse des südlichen Peru (Provinz Cuzco und Puno) weitgehend in Bolivien fortsetzen und das Beobachtungsgebiet einschließen, ist zu folgern, daß der Weißwedelhirsch auch hier in tieferen und höheren Lagen vorkommt.

b. Beobachtete Tiere

Am 3. Mai wurde ein adultes ♀ mit einem etwa 5–6 Monate alten Kitz beobachtet. Beide Tiere waren oberseits dunkelgraubraun gefärbt. Beim ♀ war das für *O. v. peruvianus* typische rotfarbene Haarbüschel an der Zwischenzehendrüse nicht festzustellen (bedingt durch große Beobachtungsentfernung und schlechte Sichtverhältnisse). Das Jungtier hatte die Kitzfärbung abgelegt, demnach wäre es mindestens 3–4 Monate alt (Severinghaus und Cheatum 1956). Am darauffolgenden Tag wurde auf dem gleichen Weideplatz wiederum ein ♀ mit Kitz beobachtet und ca. 800—1000 m entfernt ein 4–5jähriger Bock mit vollentwickeltem Geweih in Begleitung eines adulten ♀.

Dem Alter zufolge müßte das Kitz entweder im November oder Dezember gesetzt worden sein, d. h. zum Beginn der Regenzeit, die dem südlichen Sommer entspricht, wenn besonders gute Weideverhältnisse herrschen. Bei einer durchschnittlichen Tragzeit von 201 Tagen (Severinghaus und Cheatum 1956) fällt die Brunft demnach in die Monate Mai/Juni, d. h. den Beginn der Trockenzeit. Diese Einzelbeobachtung läßt natürlich keine Schlußfolgerungen auf eine feste Periodizität zu. Whitehead (1972) gibt an, daß die Hauptbrunft in Peru auf Februar/März fällt, während Behrend (1960) nachweist, daß sie jahreszeitlich nicht genau festgelegt ist, wie es auch von anderen Arten bekannt ist, die unter subtropischen oder tropischen Bedingungen leben (Jungius 1970; Krieg 1948).

Große Rudel, die sich in Nordamerika und Kanada im Winter und Frühling, bedingt durch begrenzt verfügbare Nahrung, bilden, treten nach Angaben von Einheimischen im Beobachtungsgebiet nicht auf.

c. Aktivität

Auffallend war, daß alle beobachteten Tiere während des Morgens (gegen 8 Uhr) vom Tal kommend auf eine in ca. 4000–4100 m Höhe liegende, sanft geneigte Bergweide zogen (Abb. 4). Am ersten Beobachtungstag legte sich das ♀ mit dem Kitz um 12.30 Uhr zur Ruhe. Dazu zogen sich die Tiere nicht in Deckung zurück, sondern lagerten in einer Bodensenke unmittelbar vor dem Abfall zur Flußniederung. Nachmittagsbeobachtungen waren wegen schlechter Sichtverhältnisse nicht möglich. Interessant war, daß die Tiere während des Vormittages ästen und im offenen Gelände ruhten, was im Gegensatz zu Grimwoods Feststellungen aus Peru steht, wonach der Weißwedelhirsch ausgesprochen scheu und nahezu ausschließlich nachtaktiv ist. Sicherlich ist das gegensätzliche Verhalten im Beobachtungsgebiet auf geringe menschliche Störungen zurückzuführen.

d. Feinde und Feindverhalten

Als Hauptfeinde kommen Mensch und Puma *(Felis concolor)* in Betracht. Pumaspuren sowie Kot, der mit großer Wahrscheinlichkeit Haare des Weißwedelhirsches enthielt, wurden im Beobachtungsgebiet gefunden. Der Andenbär *(Tremarctos ornatus)*, der im Gebiet vorkommt und regelmäßig über die Waldgrenze hinaus aufsteigt und über 4000 m hoch gelegene Bergweiden aufsucht (Grimwood 1969; Erickson 1966; eigene Informationen von Einheimischen und europäischen Sportjägern), muß ebenfalls in die Liste der Feinde einbezogen werden. Walker et al. (1968) und Roth (1964) berichten, daß er Hirsche, Hirschkälber, Guanakos und Vikunas reißt, obwohl er vorwiegend vegetarisch lebt (Cabrera 1960; Sicher 1944). Verwilderte Hunde, die auf der Westseite der Kordillere gelegentlich Vikunakitze reißen und in Nord-

amerika zu den gefährlichsten Feinden des Weißwedelhirsches gehören (SEVERINGHAUS und CHEATUM 1956), wurden von uns nicht angetroffen und sind nach Angaben Einheimischer im Beobachtungsgebiet selten. Weitaus häufiger ist der Andenfuchs *(Dusicyon culpaeus)*, der in offenem Gelände bis an die Schneegrenze vorkommt und bis an den Rand der Waldgrenze hinabsteigt. Er kann unter Umständen gelegentlich junge, kranke oder schwache Kitze reißen, solange sie abliegen. BARLETT (1948) zitiert von SEVERINGHAUS und CHEATUM (1956) berichtet ähnliches von Füchsen aus Nordamerika, bemerkt aber, daß diese Verluste für die Population unbedeutend sind.

Zu Beginn und während der beobachteten Ruhezeit (siehe oben) war die Sicht durch Wolkenschleier oft auf einen Umkreis von ca. 30 m beschränkt. Dieses kann einen Deckungsersatz bedeuten, zumal SEVERINGHAUS und CHEATUM (1956) berichten, daß der Weißwedelhirsch bei schlechten Sichtverhältnissen, z. B. in der Dämmerung, wenn der Mensch Schwierigkeiten hat Objekte zu erkennen, wesentlich besser sieht. Andererseits kann dieses Verhalten auch auf geringere Gefährdung durch Feinde schließen lassen, denn auch DASMANN (1971) berichtet, daß Weißwedelhirsche in den USA bei mildem Klima und wenig Feinden mit minimaler Deckung auskommen. Daß es sich um eine besondere Form des Feindvermeidens handelt, da eine unbemerkte Annäherung im offenen Gelände erschwert sein könnte, schließe ich aus, denn nur im Schutze des Dunstes gelang es uns, an die Tiere auf 50—80 m unter Ausnützung von Bodensenken und Felsbrocken heranzukommen. Die Flucht erfolgte in der für den Weißwedelhirsch typischen Art und Weise, in weiten Sätzen mit aufgestelltem Schwanz. In allen drei Fällen flüchteten die Tiere hangab in den Wald.

e. Beziehungen zu anderen Huftieren

Der Lebensraum des Weißwedelhirsches deckt sich mehr oder weniger mit den Territorien und Wohngebieten anderer Huftiere und Nicht-Huftiere. Diese schließen einander nicht aus, sondern befinden sich zum Teil in ständiger Konkurrenz. Sein Wohngebiet umschließt oder grenzt an die Lebensräume von mindestens zwei, wahrscheinlich aber drei, anderen Cerviden, die entweder direkt beobachtet wurden oder deren Vorkommen an Hand von Spuren oder durch Informationen von Einheimischen und Wildhütern vermutet wird.

Der Andenhirsch *(Hippocamelus antisensis)* ist die häufigste Cervidenart im Beobachtungsgebiet. Von den Einheimischen wird er in der Quetchuasprache „Chacu" und in der Aymarasprache „Taruca" genannt. Einzeltiere (Böcke) und Gruppen von 3—12 Tieren, bestehend aus einem adulten Hirsch und mehreren Weibchen und Jungtieren, wurden beobachtet. In einem Raum von ca. 28 km² zerklüftetem Gelände wurden an 3 Tagen 24 verschiedene Exemplare festgestellt. Alle Tiere hielten sich oberhalb der Waldgrenze auf, wo sie entweder auf flacheren Hügelzonen oder in steilem, zerklüftetem Gelände während des Beobachtungszeitraumes (8 — ca. 14 Uhr), d. h. gleichzeitig wie die Weißwedelhirsche, ästen. Einige Tiere einer Herde von 12 ruhten hin und wieder zwischen 9.25 und 11.30 Uhr, während der Rest weitergraste. Im Gegensatz zum Weißwedelhirsch, der sanfte oder ebene Hänge in der Nähe der Waldgrenze nutzt, wurden die darüberliegenden, steilen, mit Geröll durchsetzten oder stark zerklüfteten Hangabschnitte vom Andenhirsch bevorzugt (Abb. 4 und 5). Teilweise bestand eine Entfernung von ca. 800—1000 m zwischen beiden Arten. Es scheint, daß der Lebensraum zeitlich gemeinsam bei örtlicher Trennung benutzt wird; dieses Verhalten ist nicht auf den Beobachtungsraum begrenzt. Im Jahre 1972 stellte ich in einem benachbarten Andenhirschbiotop, nordwestlich von Cherazani (Abb. 1) fest, daß der Andenhirsch hier die von Haustieren (Lamas, Alpakas, Schafe) benutzten Täler und flachen Hangzonen mied und in den steilen, gelegentlich blockreichen Re-

gionen äste, wohin ihm diese nicht folgten. Inwieweit der Andenhirsch durch Haustiere aus traditionellen, tiefergelegenen Lebensräumen verdrängt worden ist, bleibt allerdings offen. Wichtig ist aber, daß er sich in höheren Lagen weitgehend konkurrenzlos behaupten kann. Künftige Wildbewirtschaftungsprojekte in den Anden von Peru bis Chile sollten diese Tatsache berücksichtigen. Auffällig war auch, daß Andenhirsche bei Gefahr hangauf zogen, um sich auf der anderen Seite eines Höhenzuges in Sicherheit zu bringen.

Das Zwergmazama *(Mazama brincenii chunji* Hershkovitz, 1959) ist der Bevölkerung Pelechucos und Indianern im Raum Ulla Ulla unter dem Namen „Cuñi" bekannt. Die Art wird auch von GRIMWOOD (1969) aus dem benachbarten Peru, Provinz Puno, beschrieben. Sie kommt entlang der Ceja de la Montaña vor. Als Tier des Waldrandes und kleiner Lichtungen ist es oberhalb der Waldgrenze anzutreffen, steigt andererseits aber in tiefere Zonen (zum Beispiel bis Camata, südlich Charazani, in 2200 m Höhe) hinab; nach HALTENORTH (1963) und GRIMWOOD (1969) bis ca. 1000 m.

Abgesehen vom Zwergmazama berichten Einheimische von einer zweiten Mazamaart, die dunkler gefärbt sei und ebenfalls an der Waldgrenze und unterhalb davon im Bergregenwald sowie in kleinen Gehölzen zwischen 3800–4000 m Höhe vorkommt. Es kann sich dabei um eine Variante des Zwergmazamas, aber auch um das Kleinmazama *(Mazama nana)* handeln, das nach CABRERA (1961) und HALTENORTH (1963) die Anden von Nordargentinien und andere Berglandschaften bis 3800 m Höhe von Nordparaguay bis Kolumbien und Venezuela besiedelt. GRIMWOOD (1969) beschreibt die Art zwar nicht von Peru, schließt ihr Vorkommen jedoch nicht aus.

Über Beziehungen zwischen Weißwedelhirsch und Mazama kann nichts ausgesagt werden, da keine persönlichen Beobachtungen vorliegen.

Abb. 5. Andenhirsche in ihrem Lebensraum

f. Haustiere

In den Weidegründen des Weißwedelhirsches wurden ca. 20 von Menschen unbeaufsichtigte Maultiere, Pferde und Rinder beobachtet. Spuren und Kot zeigten an, daß sie die von den Weißwedelhirschen genutzten Wei-

den bis 4100 m bevorzugten. Das Vorherrschen eines kurzen Rasens und das Fehlen hoher *Festuca-* und *Calamagrostis*arten scheint außer unterschiedlichen mikroklimatischen Einflüssen eine starke Beweidung anzudeuten. Die vom Andenhirsch beweideten Steilhänge sind Haustieren weitgehend verschlossen (Abb. 5).

Andere Vorkommen des Weißwedelhirsches in Bolivien

Befragungen von Einheimischen ergaben, daß Weißwedelhirsche auch außerhalb des Beobachtungsgebietes in der Umgebung von Pelechuco, in tieferen Lagen bei Mojos (1500 m), im Gebiet von Sorapata, ca. 15 km östlich des Beobachtungsraumes und nordwestlich von Ayata vorkommen. Ayata liegt 70 km südlich von Pelechuco in der Kordillere von Muñecas. Nach Troll (1968) und Ahlfeld (1969) weist dieses Gebiet zwar etwas andere Landschaftsformen als die Kordillere von Apolobamba auf und ist auch etwas flacher, schließt aber dennoch in Gebieten die oben beschriebenen Klima- und Vegetationszonen ein. Das Vorkommen des Weißwedelhirsches ist darum nicht ausgeschlossen, ja selbst weiter südlich möglich, da sich der oben beschriebene Lebensraum bis ca. 17° 30' Süd fortsetzt.

Ein Vorkommen des Weißwedelhirsches in Westbolivien (Haltenorth 1963) schließe ich aus. Ich kenne Teile dieses Gebietes von eigenen Reisen und erhielt während meines Aufenthaltes dort keine Angaben zu Vorkommen. Zuverlässige Befragungen von Zoologen (Pujol 1971), europäischen Jägern (Throm 1973), Chinchillafängern (Ferger 1971), Tierfängern (Cordier 1971) und Einheimischen waren ebenfalls erfolglos.

Schlußfolgerung

In der einschlägigen Literatur (Hershkovitz 1948; Cabrera 1957, 1960; Haltenorth 1963; Whitehead 1972) wird das Vorkommen des Weißwedelhirsches in Bolivien entweder nicht erwähnt, nur vermutet oder fehlerhaft angegeben. An Hand eigener Beobachtungen und durch Informationen von anderer Seite kann belegt werden, daß der Weißwedelhirsch in Nordwestbolivien entlang des Osthanges der Kordillere von Apolobamba bis in die Gegend von Ayata vorkommt, in Westbolivien (Haltenorth 1963) jedoch nicht anzutreffen ist. Die von Haltenorth (1963) angegebene Südgrenze der Verbreitung bis 12° südliche Breite liegt zwar in Nordwestbolivien, aber 250 km östlich des Andenfußes in der Provinz Pando im Amazonastiefland, wo ein Vorkommen unwahrscheinlich und meines Wissens nicht belegt ist. Die zur Zeit bekannte Südgrenze der Verbreitung liegt bei 18° südlicher Breite (Grimwood 1969). In Nordwestbolivien liegt die Südgrenze bei 15° 15' südlicher Breite.

Die Weißwedelhirsche wurden oberhalb der Baumgrenze festgestellt. Berichte von Einheimischen sowie Unterlagen aus vergleichbaren Lebensräumen in Peru lassen darauf schließen, daß die Art auch in tieferen Zonen anzutreffen ist.

Tagesaktivität von Weißwedelhirsch und Andenhirsch, im letzten Fall auch eine gute Bestandsdichte, lassen darauf schließen, daß im Beobachtungsgebiet menschliche Störungen kaum vorliegen. Diese Tatsache ist besonders im Hinblick auf die bedrohten Bestände des Andenhirsches interessant, der hier gegenwärtig einen sicheren Zufluchtsort zu besitzen scheint. (*Hippocamelus antisensis* und *Hippocamelus bisculus* wurden 1972 in das Red Data Book für bedrohte Säugetierarten der Internationalen Union zur Erhaltung der Natur und der natürlichen Hilfsquellen, IUCN, aufgenommen.)

Danksagung

Ich möchte der Frankfurter Zoologischen Gesellschaft und dem World Wildlife Fund danken, die mir den Aufenthalt in Bolivien ermöglichten. Herrn A. Tovar danke ich für die Bestimmung der Pflanzen.

Zusammenfassung

Der Weißwedelhirsch wurde am Andenosthang zwischen 3900 und 4100 m oberhalb der Baumgrenze in Nordwestbolivien südwestlich der Ortschaft Pelechuco in der Kordillere von Apolobama beobachtet. Auffallend war die Tagesaktivität der festgestellten Tiere, was auf fehlende Störungen zurückgeführt wird.

Der Andenhirsch *(Hippocamelus antisensis)* wurde im gleichen Gebiet festgestellt. Er ist ebenfalls tagaktiv. Eine Konkurrenz wird wahrscheinlich durch unterschiedliche Nutzung der Weidegründe vermieden. Haustiere nutzen die gleichen Bergweiden wie der Weißwedelhirsch, meiden aber weitgehend die steilen, zerklüfteten Weideplätze des Andenhirsches.

Befragungen von Einheimischen ergaben, daß der Weißwedelhirsch auch südlich von Pelechuco bis Ayata (15° 15' südliche Breite) vorkommt. Ein Vorkommen weiter südlich ist nicht auszuschließen, da sich der entsprechende Lebensraum bis 17°30' südliche Breite fortsetzt.

Summary

Observations on White-tailed deer and other cervides in Bolivia

The White-tailed deer *(Odocoileus virginianus)* was observed on the eastern slopes of the Andes in the Cordillera of Apolobamba between 3,900—4,100 m. altitude. This area is situated above the forest limit in north-west Bolivia, south-west of the village of Pelechuco. The daily activity of the animals was striking and is attributed to lack of disturbance.

The Andean deer *(Hippocamelus antisensis)* was observed in the same area and was also active by day. Competition with the White-tailed deer is probably avoided by different utilization of grazing sites. Domestic stock frequents the same pastures as the White-tailed deer but seems to avoid the steep and rugged grazing sites of the Andean deer.

According to reports from local inhabitants, the White-tailed deer occurs also south of Pelechuco as far as Ayata (15° 15') lat. south). The occurrence further south is not excluded as the habitat continues as far as 30° 30' lat. south.

Literatur

Ahlfeld, F. A. (1969): Geografica fisica de Bolivia. Enciclopedia Boliviana. Los Amigos del Libro, La Paz-Cochabamba.

Bartlett, I. H. (1948): Michigan white-tailed deer. Unveröffentl. Manuskript, 1—77.

Behrendt, G. (1960): Estudio sobre la creacion de formas del Odocoileus peruanus Gray. Pesca y Caza. Ministerio de Agricultura, Lima, 10, 149—166.

— (1961): Mit einem Fuß im Paradies. Hamburg u. Berlin: Paul Parey.

Cabrera, A. (1957/1961): Catalogo de los Mamiferos de America del Sur. Buenos Aires: Imprenta y Casa Editora Coni.

—; Yepes, J. (1960): Mamiferos Sud Americanos. **1, II.** .

Dasmann, W. (1971): If deer are to survive. Stackpole books.

Erickson, A. W. (1966): Spectacled bear, status survey in South America. The Ark under Way. Second Report of the World Wildlife Fund 1965—1967.

Grimwood, I. R. (1969): Notes on the Distribution and Status of some Peruvian Mammals 1968. Special Publication No. 21, American Committee for International Wild Life Protection and New York Zoological Society, Bronx, New York, 10460.

Haltenorth, T. (1963): Klassifikation der Säugetiere. Handbuch der Zoologie **8**, 1—167.

Hershkoviz, P. (1948): The technical name of the Virginia Deer with a list of the South American forms. Proc. Biol. Soc. Washington **61**, 41—48.

Jungius, H. (1970): The Biology and Behaviour of the Reedbuck in the Kruger National Park. Mammalia depicta **6**. Hamburg u. Berlin: Paul Parey.

— (1971): The Vicuna in Bolivia: The Status of an Endangered Species, and Recommendations for its Conservation. Z. Säugetierkunde **36**, 129—146.

— (1972): Bolivia and the Vicuna. Oryx Journal of the Fauna Preservation Society, May 1972, **XI**, 335—346.

Krieg, H. (1948): Zwischen Anden und Atlantik. München: Carl Hanser.

MONHEIM, F. (1956): Beiträge zur Klimatologie und Hydrologie des Titicacabeckens. Heidelberger Geograph. Arbeiten.
ROTH, H. H. (1964): Ein Beitrag zur Kenntnis von *Tremarctos ornatus* (Cuvier). Der Zoologische Garten (NF) **29**, 107—129.
SEVERINGHAUS, C. W.; CHEATUM, E. L. (1956): Life and times of the White-tailed deer. In TAYLOR, W. P.: The deer of North America. Harrisburg, Pennsylvania: The Stockpole Company, and the Wildlife Management Institute, Washington.
SICHER, H. (1944): Masticatory apparatus in the giant panda and the bears. Zool. Series of Field Museum of Nat. History Chicago **29**, 61—73.
TOSI, J. A. (1960): Zonas de vida natural en el Peru. Memoria Explicativa sobre el Mapa Ecologico del Peru. Instituto Interamericano de Ciencias Agricolas de la OEA Zona Andina. Boletin Técnico 5.
TROLL, C. (1952): Die Lokalwinde der Tropengebirge und ihr Einfluß auf Niederschlag und Vegetation. Bonner Geogr. Abhandl. 9, 124—182.
— (1968): The Cordilleras of the Tropical Americas. Aspects of climatic, phytogeographical and agrarian egology. In: Geo-Ecology of the Mountainous Regions of the Tropical Americas Proc. UNESCO Mexico Symposium August, 1—3, 1966. Colloquium Georgraphicum, Geograph. Ints. Universität Bonn.
WALKER, E. P.; WARNIK, F.; HAMLET, S. E.; LANGE, K. I.; DAVIS, M. A.; UIBLE, H. E.; WRIGHT, P. F. (1968): Mammals of the World. 2. Ed. II, 1171.
WHITEHEAD, G. U. (1972): Deer of the World. London: Constable.

Anschrift des Verfassers: Dr. HARTMUT JUNGIUS, World Wildlife Fund, CH-1110 Morges

BEKANNTMACHUNG

Die 49. Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde findet vom 8. – 12. September 1975 in Innsbruck statt.

SCHRIFTENSCHAU

GIESECKE, D., und HENDERICKX, H. K. (Hrsg.): **Biologie und Biochemie der mikrobiellen Verdauung.** München, Bern, Wien: BLV Verlagsgesellschaft 1973. 373 S., 123 Abb. u. über 100 Tab., Ln. 198,– DM.

Diese moderne Zusammenfassung der Forschungsergebnisse über biologische und biochemische Probleme der mikrobiellen Verdauung bei Wiederkäuern und nicht wiederkauenden Haustieren ist sehr zu begrüßen.

Der größere Teil des Buches schildert die Verhältnisse bei den (Haus-)Wiederkäuern. Nach einleitenden Bemerkungen und kurzer Charakterisierung des Vormagens als mikrobiellen Lebensraum beschreibt GIESECKE die Bakterienflora des Pansens. In diesem Kapitel wie auch im anschließenden Abriß der Protozoologie (HARMEYER) werden nicht nur morphologische, systematische und physiologische Fragen erörtert, sondern auch Angaben zur Kultivierung der Mikroorganismen sowie den Beziehungen zwischen ihnen und dem Wirtstier gemacht. GIESECKE geht im folgenden Kapitel auf die mikrobielle Besiedlung und funktionelle Entwicklung des Vormagens der Wiederkäuer ein. Nach der Schilderung von Untersuchungsverfahren des Pansenstoffwechsels in vivo und in vitro HENDRICKX, GIESECKE) werden in je einem Kapitel der Stoffwechsel der Kohlenhydrate (DEMEYER, GIESECKE), der Stickstoffverbindungen (HENDERICKX) und der Lipide (DEMEYER) sowie die Vitaminsynthese im Pansen (MENKE) und ihre Beeinflussung durch die Mikroorganismen abgehandelt. DIRKSEN beschreibt dann die durch Mikroben bedingten Störungen der Pansenfunktion und GIESECKE schildert die Biologie der Darmflora der Wiederkäuer.

Es ist besonders bemerkenswert, daß die letzten neunzig Seiten den von der Forschung bisher stiefmütterlich behandelten Verhältnissen bei Kaninchen (KAMETAKA), Pferd (GEYER, DREPPER), Schwein (van der HEYDE) und Huhn (MITSUOKA) gewidmet sind. Das abschließende Kapitel (EYSSEN) befaßt sich mit der Gnotobiologie der Nichtwiederkäuer.

Der in allen Kapiteln klare und übersichtliche Text wird durch zahlreiche und einprägsame Tabellen und Abbildungen vorzüglich ergänzt. Neben kurzen Abrissen der historischen Entwicklung ihres Spezialgebietes besprechen die Autoren viele eigene Ergebnisse und referieren klar gegliedert die neueren Literaturbefunde. Die bis in die jüngste Zeit außerordentlich reich zitierte Literatur macht das Buch zu einem wertvollen Hilfsmittel nicht nur für den Praktiker der Tierernährung oder den Mikrobiologen, sondern für alle, die mit vergleichender Fragestellung die Physiologie und Biochemie der Verdauung oder die Anatomie des Verdauungstraktes untersuchen. Auch für Biologen, die an Problemen der Symbiose interessiert sind, stellt dieses Buch eine ergiebige Fundgrube dar. Aus diesen Gründen möchte der Referent dem Buche eine weite Verbreitung wünschen und bedauert deshalb um so mehr den außerordentlich hohen Preis. P. LANGER, Gießen

FORSTER, R. R.: **Planning for Man and Nature in National Parks.** Reconciling perpetuation and use. INCN Publications new series No. 26. Morges, Switzerland: 1973, 85 p.

Allgemein anerkannt ist von der modernen Gesellschaft die Forderung nach Umweltschutz, und der Ruf nach National-Parks ist vielfältig laut. Wird jedoch der Versuch gemacht, in Europa solche Gebiete zu schaffen, stellen sich mannigfaltige Schwierigkeiten ein, weil nicht nur individuelle Bedenken oder solche begrenzter Gruppen lautstark werden, sondern auch die erforderlichen Grundvoraussetzungen und Planungen nicht rechtzeitig umfassend vorgelegt werden. In der BRD zeichnen sich solche Erschwerungen auch beim Nationalpark Wattenmeer ab. Daher sind Erwägungen über Planungsgrundlagen von Nationalparks sehr willkommen; FORSTER legt eine beachtenswerte Studie solcher Zielsetzung vor.

Vorausgeschickt wird, daß Nationalparks in erster Linie natürliche Lebensräume bleiben sollen, die der Erholung von Mensch und anderen Tierarten dienen, und daß sie in dieser Zielsetzung geplant und verwaltet werden sollen. Der Mensch, der Besucher, muß als eine eingeführte Tierart in das Ökosystem der Parks angesehen werden, die natürliche Prozesse beeinflussen kann. Menschen sind daher so zu lenken und Entwicklungen so zu planen, daß einmalige Naturerscheinungen und Lebensräume erhalten bleiben. Vom Dilemma der Dauernutzungen aus werden die internationalen Kriterien und die Bedeutung von Planungen innerhalb und außerhalb der Parkgrenzen erörtert. Besonderes Interesse verdienen die Ausführungen über Zonenbildungen und Besucherkonzentrationen. Insgesamt eine bemerkenswerte, auch für Gebiete außerhalb Nordamerikas nützliche Untersuchung. W. HERRE, Kiel

Kampf- und Paarungsverhalten, soziale Rangordnung und Aktivitätsperiodik beim Rothirsch
(*Cervus elaphus* L.)

Von Dr. WILFRIED BÜTZLER, Göttingen

Heft 16 der „Fortschritte der Verhaltensforschung — Advances in Ethology"; Beihefte zur „Zeitschrift für Tierpsychologie". 1974. 80 Seiten mit 39 Abbildungen (63 Einzelbildern) und 10 Tabellen. Kartoniert 26,— DM

Rotwild lebt in Rudelgemeinschaften wechselnder Zusammensetzung. Die Dynamik der sozialen Struktur dieser Verbände wird von jahresperiodischen Zyklen bestimmt. Bei den Verbänden der Rothirsche sind die wichtigsten Vorgänge: Auflösung der Sommerrudel vor Beginn der Brunftzeit, Abwanderung zu den Brunftplätzen, Begleitung und Verteidigung des „Harems", Neubildung der „Junggesellenverbände" nach der Brunft, Umkehr der sozialen Ranghierarchie als Folge des Geweihabwurfs und Neuprägung von Rangbeziehungen während der geweihaufbauenden Phase und nach dem Fegen des Geweihs.

Der Autor hat das intraspezifische Kampfverhalten und die soziale Rangordnung von Rothirschen, insbesondere die jahreszyklische Abhängigkeit, in verschiedenen Wildparks und in freier Wildbahn untersucht. Wichtige Ergebnisse liegen zur Umkehr der linearen Rangordnung in den Junggesellenverbänden vor: Die ranghöheren Hirsche werfen das Geweih eher ab als die rangniederen. Innerhalb einer Altersgruppe hat die Geweihgröße keine Rangsymbolwirkung. Auch in der Brunftzeit kommt es zur Umkehrung der Dominanzen. Das Ethogramm des Brunftverhaltens unterscheidet sechs verschiedene Verhaltensfolgen: Imponieren, Verjagen der Beihirsche, Rivalenkampf, „Herden" der Weibchen, Paarung und Flehmen.

Die Ergebnisse von Bützlers Untersuchungen und Beobachtungen sind nicht nur für den Tierpsychologen von Interesse, sondern auch für den Jäger, der zugleich wertvolle Erkenntnisse für die Erhaltung und Bewirtschaftung unserer einheimischen Wildtiere gewinnen wird.

VERLAG PAUL PAREY · BERLIN UND HAMBURG

Vorsicht beim Kopieren

Haben Sie und Ihre Mitarbeiter — falls Sie Beiträge aus dieser Zeitschrift fotokopieren, xerokopieren oder auf irgendeine andere Weise vervielfältigen wollen, auch geprüft, ob Sie damit nicht gegen die gesetzlichen Bestimmungen des Urheberrechts verstoßen und sich strafbar machen?

Das Urheberrecht gestattet lediglich das Fotokopieren von einzelnen Zeitschriftenbeiträgen und auch das nur in einzelnen Exemplaren für den persönlichen und sonstigen eigenen Gebrauch. Das Herstellen von Fotokopien zu gewerblichen Zwecken ist immer gebührenpflichtig. Jede im Bereich eines gewerblichen Unternehmens hergestellte und benutzte Kopie dient gewerblichen Zwecken und verpflichtet daher zur Gebührenzahlung. Näheres erfahren Sie aus einem Merkblatt ‚Urheberrecht', das Sie kostenlos von der VG Wissenschaft GmbH, 6000 Frankfurt/Main 1, Großer Hirschgraben 17—21, die für die Einziehung der Kopiergebühren zuständig ist, anfordern können.

Voraussichtlich im Januar 1975 wird erscheinen:

Die Ordnung des Lebendigen

Systembedingungen der Evolution

Von Prof. Dr. RUPERT RIEDL
Zoologisches Institut der Universität Wien

1974. 371 Seiten mit 317 Abbildungen und 7 Tabellen. Balacron gebunden 98,– DM.

Es ist ein alter Wunsch des Menschen, die Entstehung der Ordnung des Lebendigen zu begreifen. Dabei ist der Mechanismus der Evolution bis heute ein zentrales Problem der Biologie geblieben. Ob nämlich das im Bereich der Arten bekannte Zusammenwirken von Mutation, Milieu-Selektion und Populationsdynamik auch die Großabläufe der Stammesgeschichte und damit die Beschreibbarkeit ihrer Ordnung erkläre, ist seit DARWIN die entscheidende Kontroverse. Diesen Mechanismus der transspezifischen Evolution sucht Prof. RIEDL, Autor der „Biologie der Meereshöhlen" und Herausgeber von „Fauna und Flora der Adria", im vorliegenden Buch darzustellen.

Er geht vom Erkennen von Gesetz und Ordnung aus (Kap. I), beschreibt die Muster und Grade der Ordnung des Lebendigen (II) und führt den Nachweis, daß ein Rückkoppelungs-Mechanismus Gen-Entscheidungen und Phän-Ereignisse über die Erfolgschancen ihrer Änderungen in wechselseitige Abhängigkeit bringt. Dies führt zu vier Schaltmustern in den Gen-Wechselwirkungen (III) sowie zu den vier korrespondierenden strukturellen Grundmustern Norm (IV), Hierarchie (V), Interdependenz (VI) und Tradierung (VII), die den Aufbau der Ordnung des Lebendigen ebenso ermöglichen wie kanalisieren.

Damit wird dreierlei erreicht: Erstens lassen sich die Einzelstreitfragen nun auch der transspezifischen Evolution, wie Trend, Orthogenese und Typostasie, Biogenesegesetz und Homöostase, Homologie und Typus sowie der Realität der Systemgruppen und des Natürlichen Systems, lösen, d. h. als Fälle eines gemeinsamen Kausalzusammenhanges begründen. Zweitens findet die Methode des Gestaltverstehens, der Morphologie und der Systematik, ihre kausale Grundlage. Und drittens erklärt sich die Übereinstimmung mit den Grundmustern des Denkens und dessen Projektion in die Zivilisation. Die Evolution der Ordnung beruht auf einer Strategie der notwendigen Gesetzmäßigkeit gegen die Wahllosigkeit des Zufalls. Die Harmonie des Lebendigen stabilisiert sich selbst nach Selektions-Gesetzen des „self-design".

Als aktueller Beitrag zur Evolutionslehre ist das Buch in erster Linie für den Biologen, den Lehrer wie den fortgeschrittenen Studenten bestimmt. Aber auch Psychologen, Medizinern, Genetikern, Biochemikern und Physikern sowie biologisch gebildeten Laien gibt es Einblick in ein erweitertes Konzept der Evolution. Wissenschaftstheoretisch verspricht das Buch ein Meilenstein für die Biologie zu werden.

Von Prof. Dr. Rupert Riedl erschienen ferner:

Biologie der Meereshöhlen. Topographie, Faunistik und Ökologie eines unterseeischen Lebensraumes. Eine Monographie. 1966. 636 Seiten, 350 Abbildungen, davon 22 farbig, auf 16 Farbtafeln, 30 Tabellen. Leinen 198,– DM. **Fauna und Flora der Adria.** Ein systematischer Meeresführer für Biologen und Naturfreunde. In Zusammenarbeit mit zahlreichen Wissenschaftlern aus dem In- und Ausland. 2., neubearb. Aufl. 1970. 702 Seiten, 2950 Abbildungen, 11 Farbtafeln, 3 Algentafeln, 2 farbige Karten auf den Vorsatzblättern. Balacron gebunden 68,– DM.

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN












SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 00953 0973